

SÉRIE A, N° 2174

N° D'ORDRE : 3045

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Henri HOESTLANDT

1^{re} THÈSE. — Recherches sur la biologie de l'*Eriocheir sinensis* en France
(Crustacé Brachyoure).

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 7 mai 1947, devant la Commission d'examen.

MM. TEISSIER, *Président.*

DRACH, }
L'HÉRITIER, } *Examineurs.*

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)

1948

SÉRIE A, N° 2174

N° D'ORDRE : 3045

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Henri HOESTLANDT

1^{re} THÈSE. — Recherches sur la biologie de l'*Eriocheir sinensis* en France
(Crustacé Brachyoure).

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 7 mai 1947, devant la Commission d'examen.

MM. TEISSIER, *Président.*

DRACH,
L'HÉRITIER, } *Examineurs.*

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)

1948

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. J. CABANNES.

PROFESSEURS

L. BLARINGHEM. T	Botanique.	Jacques BOURCART...	Géographie physique et Géologie dynamique.
G. JULIA T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	Mme JOLIOT-CURIE. . T	Physique générale et Radioactivité.
C. MAUGUIN .. T	Minéralogie.	PLANTEFOL ... T	Botanique.
A. DENJOY ... T	Théorie des fonctions.	CABANNES T	Recherches physiques.
L. LUTAUD ... T	Géographie physique et Géologie dynamique.	GRASSÉ T	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
E. DARMOIS .. T	Enseignement de Physique.	PRÉVOST T	Chimie organique.
ROBERT LÉVY. T	Physiologie comparée.	BOULIGAND ... T	Application de l'analyse à la Géométrie.
HENRI VILLAT. T	Mécanique des fluides et applications.	CHAUDRON ... T	Chimie.
CH. JACOB ... T	Géologie.	WYART T	Minéralogie.
P. PASCAL ... T	Chimie générale.	TEISSIER T	Zoologie.
M. FRÉCHET .. T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	MANGENOT ... T	Biologie végétale.
Mme RAMART LUCAS. T	Chimie organique.	P. AUGER T	Physique quantique et relativité.
H. BÉGHIN ... T	Mécanique physique et expérimentale.	MONNIER T	Physiologie générale.
FOCH T	Mécanique expérimentale des fluides.	PIVETEAU T	Géologie.
PAUTHENIER .. T	Electrotechn. générale.	ROCARD T	Physique.
DE BROGLIE .. T	Théories physiques.	H. CARTAN ... T	Calcul différentiel.
JOB T	Chimie générale	SCHAEFFER ... T	Physiol. des fonctions.
PRENANT T	Anatomie et Histologie comparées.	LAFFITTE T	Chimie (P. C. B.).
VILLEY T	Mécanique appliquée.	LERAY T	Mécan. théor. des fluides.
COMBES T	Physiologie végétale.	FAVART T	Calcul des probabilités et Physique-Mathémat.
GARNIER T	Géométrie supérieure.	COULOMB T	Physique du globe.
PÉRÈS T	Mécanique rationnelle.	M ^{lle} COUSIN... T	Biol. anim. (P. C. B.).
HACKSPILL ... T	Chimie minérale.	CHRÉTIEN T	Anal. et mes. chimiq.
LAUGIER T	Physiologie générale.	DRACH T	Evolut. des êtres organ.
TOUSSAINT ... T	Technique aéronautique.	CHATELET T	Arithmétique et théorie des nombres.
M. CURIE T	Physique (P. C. B.).	EPHRUSSI T	Génétique.
G. RIBAUD ... T	Hautes températures.	WURMSER T	Biologie phys.-chimique.
CHAZY T	Mécanique analytique.	KASTLER T	Physique.
H. GAULT T	Chimie appliquée.	BAUER T	Chimie-Physique.
CROZE T	Physique théorique et Physique céleste.	RIVIÈRE T	Géologie (P. C. B.).
DUPONT T	Théories chimiques.	GAUTHERET ... T	Biol. végét. (P. C. B.).
LANQUINE T	Géologie structurale et Géologie appliquée.	LUCAS T	Physique.
VALIRON T	Calcul différentiel et Calcul intégral.	MAX MORAND.. T	Physique.
BARRABÉ T	Géologie structurale et Géologie appliquée.	ARNULF T	Optique appliquée.
VAVON T	Analyse et mesures chimiques.	A. THOMAS... T	Zoologie.
G. DARMOIS .. T	Mathémat. générales.	SOLEILLET ... T	Physique.
CHATTON T	Biologie maritime.	FORTER T	Mécanique expériment. des fluides.
AUBEL T	Chimie biologique.	DANJON T	Astronomie.
		FROMAGEOT .. T	Chimie biologique.
		LAPORTE T	Physiq. génér. et Radio-activité.

Secrétaire CH. MONIER.



DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

PREUVES DE LA LOCALISATION CHROMOSOMIQUE DES GÈNES MENDÉLIENS

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 2 mai 1947.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. CABANNES.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

G. ROUSSY.

RECHERCHES
SUR LA BIOLOGIE
DE
L'ERIOCHEIR SINENSIS H. MILNE-EDWARDS
(CRUSTACÉ BRACHYOURE)

PAR
HENRI HOESTLANDT,
Faculté libre des Sciences de Lyon.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	3
Objet de ce travail (p. 3). — Plan suivi (p. 3).	
PRÉLIMINAIRES	4
I. <i>Systématique et Morphologie externe de l'Eriocheir sinensis</i>	4
Place dans la classification (p. 4). — Description de l'espèce (p. 5). — Description des espèces voisines (p. 9).	
II. <i>Répartition géographique hors de France</i>	10
En Extrême-Orient (p. 10). — En Europe : l'introduction (p. 11) ; la propagation (p. 12).	
Chapitre Premier. — HISTORIQUE DE LA PROPAGATION EN FRANCE	14
I. <i>Les faits</i>	14
Captures isolées (p. 14). — Pénétration en 1937 (p. 14). — Installation en 1938 (p. 16). — Extension de 1938 à 1947 : le long de la côte (p. 16) ; à l'intérieur des terres (p. 16). — Accroissement de population : l'Yser (p. 17) ; l'Aa (p. 23) ; la région de Dunkerque (p. 25) ; la région de Calais (p. 25) ; la région de Boulogne (p. 25) ; l'estuaire de la Somme (p. 26).	
II. <i>Interprétation des faits</i>	26
Chapitre II. — ECOLOGIE	27
I. <i>Conditions de vie</i>	28
Habitat (p. 28). — Nourriture (p. 30).	
II. <i>Croissance</i>	31

III. <i>Migrations collectives</i>	35
Montée des jeunes (p. 35). — Descente des adultes (p. 36). — Remontée des adultes (p. 41).	
IV. <i>Reproduction</i>	42
Accouplement (p. 42). — Ponte (p. 43). — Incubation et éclosion (p. 45)	
Chapitre III. — DIMORPHISME SEXUEL	46
I. <i>Caractères sexuels externes des adultes</i>	46
Céphalothorax : forme (p. 46) ; appendices (p. 47). — Abdomen : forme (p. 49) ; appendices (p. 50).	
II. <i>Caractère sexuel externe du premier stade de fond</i>	51
III. <i>Différenciation des caractères sexuels</i>	53
Céphalothorax : forme (p. 53) ; appendices (p. 54). — Abdomen : forme (p. 55) ; appendices (p. 56).	
Comparaison avec les caractères sexuels externes des autres <i>Brachyours</i>	57
Résumé	59
Chapitre IV. — ORGANES GÉNITAUX	60
I. <i>Morphologie</i>	60
Technique	60
Organes génitaux mâles	60
Adultes (p. 60). — Jeunes (p. 61). — Croissance (p. 62). — Comparaison avec les autres <i>Brachyours</i> (p. 63).	
Organes génitaux femelles	64
Adultes (p. 64). — Jeunes (p. 65). — Croissance (p. 65). — Comparaison avec les autres <i>Brachyours</i> (p. 66).	
II. <i>Histologie</i>	66
Technique	66
Organes génitaux mâles	67
Adultes : testicule (p. 67) ; spermiducte (p. 70). — Jeunes (p. 71). — Différenciation au cours de la croissance (p. 72). — Relations de l'activité génitale avec les mues et les saisons : mues normales (p. 74) ; mue de puberté (p. 74) ; saisons (p. 74) ; milieu de vie (p. 74). — Note sur l'explosion des spermatozoïdes (p. 75). — Comparaison avec les autres <i>Brachyours</i> (p. 77).	
Organes génitaux femelles	79
Adultes : ovaire (p. 79) ; réceptacle séminal et oviducte (p. 81). — Jeunes (p. 82). — Différenciation au cours de la croissance (p. 82). — Relations de l'activité génitale avec les mues et les saisons : mues normales (p. 85) ; mue de puberté (p. 86) ; saisons (p. 86) ; milieu de vie (p. 87). — Comparaison avec les autres <i>Décapodes</i> (p. 87).	
Hermaphrodisme	88
Résumé	89
Chapitre V. — CROISSANCE RELATIVE ET DIMORPHISME SEXUEL	90
Technique	90
I. <i>Propodite I</i>	91
Résultats graphiques (p. 91). — Interprétation (p. 92). — Comparaison avec les autres <i>Brachyours</i> (p. 95).	
II. <i>Péréiopodes</i>	97
Résultats graphiques (p. 97). — Interprétation (p. 99). — Comparaison avec les autres <i>Brachyours</i> (p. 100).	
III. <i>Abdomen</i>	100
Résultats graphiques (p. 100). — Interprétation (p. 103). — Comparaison avec les autres <i>Brachyours</i> (p. 104).	
IV. <i>Mensurations complémentaires</i>	105
Forme de la carapace (p. 105). — Pédoncules oculaires (p. 106). — Appareil d'accrochage (p. 107). — Pléopodes (p. 107).	
Résumé	108
APERÇU SUR LE DÉTERMINISME DU DIMORPHISME SEXUEL DE <i>L'Eriocheir sinensis</i> , D'APRÈS LES DONNÉES PRÉCÉDENTES	109
RÉSUMÉ	110
BIBLIOGRAPHIE	112

INTRODUCTION

La pénétration d'un animal nouveau dans une région pose un problème d'équilibre biologique dont il est intéressant de suivre l'évolution. Nous avons signalé, en 1937, l'apparition de l'*Eriocheir sinensis* H. MILNE-EDWARDS dans les eaux douces du nord de la France. L'étude de l'installation de ce Crustacé dans notre pays s'imposait. D'autre part, le réseau hydrographique du Nord constitue, par ses petits fleuves côtiers entrecoupés de canaux, un type intermédiaire entre le réseau des grands fleuves allemands et le réseau des canaux hollandais, tous deux antérieurement atteints par ce Crabe. C'est pour ces raisons que nous avons suivi cette pénétration de 1937 à 1947, et principalement depuis 1941, année des premières captures massives.

Ce matériel abondant, facile à capturer, permet d'aborder un autre problème. Le dimorphisme sexuel de l'*Eriocheir sinensis* étant très accusé chez les adultes, il était possible d'examiner parallèlement, au cours de la croissance, l'évolution des caractères sexuels externes, ainsi que l'accroissement des glandes génitales, et d'aborder sous cet angle le problème de la sexualité chez les Décapodes.

Ce travail comprend cinq chapitres. Ceux-ci sont précédés d'un exposé préliminaire qui est à la fois une mise au point morphologique et systématique de l'espèce étudiée, ainsi qu'une vue d'ensemble de sa répartition géographique hors de France. Le premier chapitre traite l'histoire de la propagation de ce Crabe en France de 1937 à 1947. Le deuxième examine les aspects principaux de son écologie dans notre pays. Le troisième s'attache à l'étude de la croissance des caractères sexuels externes. Le quatrième analyse les transformations macroscopiques et microscopiques des glandes génitales au cours de la vie. Le cinquième recherche les lois biométriques qui régissent la croissance des principaux caractères sexuels externes.

Ce travail a été inspiré et dirigé par Monsieur l'Abbé FAVRELLE, qui m'accueillit dans son *Laboratoire de Zoologie de la Faculté libre des Sciences de Lille* de 1942 à 1945. Je lui témoigne ma profonde reconnaissance pour l'esprit scientifique et pour les méthodes rigoureuses qu'il s'est constamment efforcé de m'inculquer. C'est au *Laboratoire de Zoologie de la Faculté libre des Sciences de Lyon* que s'achevèrent ces recherches.

J'exprime ma respectueuse gratitude à Monsieur le Professeur PÉREZ, qui encouragea ce travail, ainsi qu'à Monsieur le Professeur G. TEISSIER, qui m'orienta particulièrement vers la partie biométrique et qui me fit l'honneur de présider le Jury de thèse.

Monsieur le Professeur FAGE et Monsieur M. ANDRÉ m'ont reçu cordialement dans leur *Laboratoire des Vers et Crustacés du Muséum*, pour la mise au point de la systématique de l'*Eriocheir*; de plus, Monsieur FAGE a accueilli la publication de ce travail dans cette revue; je leur en témoigne ma reconnaissance.

Mes remerciements s'adressent également à Monsieur l'Inspecteur général LARRIEU et à Monsieur le Conservateur VIVIER, de la *Direction générale des Eaux et Forêts*, qui ont encouragé et facilité ma tâche.

Je dois aussi beaucoup de reconnaissance à Monsieur le Professeur PANNING, de l'*Institut zoologique de Hambourg*, qui me fournit cordialement renseignements, matériel d'études et documentation.

Le Centre national de la Recherche scientifique a grandement aidé à la réalisation de ce travail : je l'en remercie vivement.

Je témoigne aussi ma reconnaissance au Service des Ponts et Chaussées, en particulier à Messieurs BOISGONTIER et DORP, ingénieurs du port de Gravelines, aux Services de l'Office scientifique et technique des Pêches maritimes et de l'Inscription maritime, qui furent toujours disposés à faciliter mon travail. Je me dois de mentionner la servabilité de Monsieur CAENEVEY, cultivateur à Herzelee, qui, bénévolement, prit soin du barrage installé dans l'Yser, et de Messieurs GENS et BRUNET, patrons pêcheurs à Gravelines, qui m'accompagnèrent le long des côtes, malgré les difficultés dues à la période des hostilités.

PRÉLIMINAIRES

I. — Systématique et morphologie externe de l'*Eriocheir sinensis*.

Nous avons établi la systématique de ce Décapode *Brachyoure* d'après les travaux de H. MILNE-EDWARDS (1834, 1854) et de DE HAAN (1835), ainsi que d'après les classifications plus récentes de BALLS (1927) et de BOUVIER (1940).

Ce Crabe a un cadre buccal de forme quadratique; chez les femelles, les orifices génitaux s'ouvrent sur le sternum (*Brachygnatha*). Le céphalothorax n'est pas triangulaire, mais sa partie antérieure est au contraire large et les orbites sont complètement délimités (*Brachyrhyncha*). La carapace est de forme quadratique; chez les mâles, les orifices génitaux débouchent sur le dernier sternite thoracique (*Catometopa*). De la famille des *Grapsidæ*, il a non seulement la « dent grapsienne », mais surtout l'écartement qui sépare les troisièmes maxillipèdes et l'insertion de leur carpopodite au milieu du bord antérieur du méropodite.

Cette famille se compose principalement de genres exotiques vivant sur le littoral marin. Elle se divise en quatre sous-familles. L'*Eriocheir*, par son front peu incliné vers le bas, par sa longue crête sous-orbitaire, par l'absence de crête velue à la surface des maxillipèdes dont les exopodites sont larges, enfin par le faible écart entre les troisièmes maxillipèdes, prend rang dans la sous-famille des *Varuninæ*, chez laquelle seule l'espèce que nous étudions s'est répandue dans le Nord-Ouest de l'Europe.

L'*Eriocheir* a été défini pour la première fois par DE HAAN (1835), comme sous-genre de *Grapsus*; il fut classé comme genre par H. MILNE-EDWARDS (1854). Les caractéristiques se résument ainsi : carapace à bords latéraux convexes, granuleux et armés de dents; bordure frontale granuleuse et armée de dents; épistome étroit; méropodite des troisièmes maxillipèdes un peu plus long que large; abdomen composé de sept articles distincts dans les deux sexes.

L'*Eriocheir sinensis* (appelé couramment Crabe chinois) a été décrit par H. MILNE-EDWARDS en 1854, d'après un unique exemplaire provenant des côtes de la Chine et conservé au Muséum d'Histoire naturelle de Paris (fig. 5). D'après la description de H. MILNE-EDWARDS (1854), l'étude très approfondie de PANNING (PETERS et PANNING, 1933) et les observations personnelles sur l'ensemble des Crabes chinois observés, on peut caractériser brièvement l'espèce (fig. 1 à 4).

La carapace un peu plus large que longue est bombée ; les séparations entre les diverses régions thoraciques sont inégalement distinctes. Les bords latéraux du céphalothorax sont armés, de chaque côté, par quatre dents : une dent orbitaire externe, une dent épibranchiale et deux dents mésobranchiales ; les trois premières sont longues, la dernière est courte. Le bord frontal, fortement échancré en son centre, est armé de chaque côté de deux dents à bords denticulés ; la plus externe de ces dents est l'orbitaire interne. Le lobe sourcilier des orbites, de forme triangulaire ou semi-circulaire, est saillant.

La face dorsale de la carapace est ornée de bosselures et de crêtes. En arrière du front, une première paire de bosselures fortement saillantes termine les lobules épigastriques internes ; deux autres paires, à peine moins saillantes en arrière de celles-ci, se placent sur les lobes protogastriques externes et internes. Ces six bosselures sont ornées de granulations. On distingue trois paires de longues crêtes : une paire de crêtes transversales bien marquées mais faiblement granulées, au niveau de la dent mésobranchiale antérieure, sépare les lobes épibranchiaux des lobes mésobranchiaux ; une seconde paire oblique peu marquée mais nettement granulée, au niveau de la dent mésobranchiale postérieure, occupe le milieu des lobes mésobranchiaux ; enfin, une troisième paire également oblique peu marquée mais nettement granulée, est située en arrière de la carapace, près de son extrémité postérieure.

Le méropodite du troisième maxillipède est à peine plus long que large. Sur l'arête postéro-dorsale du méropodite des péréiopodes I (1), on remarque distalement une épine longue et pointue ; sur l'arête antéro-dorsale du carpopodite de ces mêmes péréiopodes se dresse une épine semblable plus longue (fig. 1 et 3). Les pinces (propodite et dactylopodite) sont couvertes de soies (manchon circulaire épais chez le mâle ; surface fortement velue sur la face postérieure [2] et faiblement velue sur la face antérieure chez la femelle) ; l'extrémité des doigts est nue, dentée et de couleur blanche porcelainée. Les péréiopodes II à V sont longs et grêles ; l'arête antéro-dorsale de leur méropodite porte distalement une épine ; les carpopodites et propodites sont recouverts dorsalement par une frange formée d'un mélange de soies courtes et longues ; les dactylopodites légèrement courbes sont longs et acérés. La dernière paire de péréiopodes est plus comprimée que les précédentes dans le sens antéro-postérieur et ses soies sont plus abondantes.

L'abdomen mâle triangulaire, bordé de soies courtes, se loge dans une concavité correspondante du plastron sternal ; l'abdomen femelle presque circulaire, bordé de soies longues, couvre complètement le plastron thoracique.

La couleur de *Eriocheir sinensis* varie du vert olive au gris verdâtre ou jaune verdâtre.

La largeur moyenne des animaux matures, en Europe, est de l'ordre de 50 à 60 mm. (largeur maxima prise sur la carapace en arrière des dents mésobranchiales postérieures). On peut trouver des exemplaires de plus grande taille : mâles de 70 et 80 mm. (une cap-

(1) Bien que les pinces constituent la quatrième paire d'appendices thoraciques, l'appellation habituelle de péréiopode I sera conservée et les dernières pattes marcheuses seront donc dénommées péréiopodes V.

(2) On suppose que les pinces sont étalées latéralement dans une position semblable à celle des péréiopodes suivants. Dans ce cas, la face postérieure est celle qui est placée vers l'arrière. Cette même face est donc tournée vers l'avant lorsque le Crabe amène l'extrémité de ses pinces près de la bouche.

ture de 90 mm.), mais les femelles ne dépassent pas 75 mm. Les tailles moyennes d'Europe correspondent à celles constatées par KOLLER (1939) en Chine.



FIG. 1. — *Eriocheir sinensis* mâle. Face dorsale (capture de France).



FIG. 2. — *Eriocheir sinensis* mâle. Face ventrale (capture de France).

Comparé aux exemplaires de France, le type de H. MILNE-EDWARDS (femelle de 73 mm. de largeur) (fig. 5) renforce certaines caractéristiques qui viennent d'être

décrites : carapace fortement bombée; dent mésobranchiale postérieure plus longue que celle des Crabes pris en France; les deux dents frontales qui sont intactes (dent externe droite et interne gauche) sont également plus longues et plus pointues; lobe sourcilier plus saillant; épines des méropodites des péréiopodes II à V plus allongées.



FIG. 3. — *Eriocheir sinensis* femelle. Face dorsale (capture de France).



FIG. 4. — *Eriocheir sinensis* femelle. Face ventrale (capture de France).

Quant aux trois autres exemplaires de Chine appartenant au *Muséum de Paris*, ce sont des femelles mesurant 43, 57 et 64,5 mm. de largeur; deux proviennent de Han-kéou.

Ces exemplaires présentent entre eux des variations sensibles dans l'atténuation ou dans l'accusation des caractères signalés pour le type (principalement dents frontales et épines des méropodites I). Il est possible que ces quatre exemplaires de Chine nous mettent en présence soit de deux races locales différentes, soit plus simplement de variations individuelles.

Chez les exemplaires de France eux-mêmes, ou chez ceux d'Allemagne qui leur sont d'ailleurs semblables, l'importance de l'un ou de l'autre des caractères peut varier (dents frontales, dents mésobranchiales, bosselures), ce qui supprime tout caractère spécifique aux différences entre les quatre Crabes de Chine et ceux d'Europe. D'ailleurs, les variations n'affectent pas l'ensemble des caractères à la fois. Il en est de même des six formes



FIG. 5. — Holotype de l'*Eriocheir sinensis*.
(Collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris).

nouvelles décrites par PANNING (1938) et qui correspondent à vingt-six Crabes choisis parmi quarante-cinq mille; il ne s'agit que de variations individuelles (ou peut-être, comme le suggère l'auteur, de mutations) qui modifient un ou deux caractères spécifiques.

A côté de l'*Eriocheir sinensis*, on range une espèce très voisine, l'*Eriocheir japonicus* DE HAAN (1835) qui n'est répandue qu'en Extrême-Orient; PANNING croyait, en 1933, que la seconde espèce n'était qu'une variété de la première, mais il ne ratifia plus ce jugement en 1938. L'examen du type de l'*Eriocheir japonicus* (un mâle de 65,5 mm. de largeur du céphalothorax) (fig. 6), ainsi que de sept exemplaires conservés au Muséum de Paris, confirme la distinction des deux espèces. Les descriptions de DE HAAN (1835) et de PANNING (PETERS et PANNING, 1933; PANNING, 1938), ainsi que les observations personnelles permettent de donner les caractéristiques suivantes du Crabe japonais.

La carapace est peu bombée; ses bords latéraux sont armés de trois dents aiguës; la dent mésobranchiale postérieure n'existe pas, mais le léger creux à la base externe

de la seconde crête dorsale oblique donne plus d'importance en ce point à la denticulation granuleuse latérale de la carapace. Le bord frontal est faiblement échancré en son centre et possède, de chaque côté de cette échancrure, une saillie cintrée, puis une dent émoussée (dent orbitaire interne). Le lobe sourcilier orbitaire est à peine marqué. On ne remarque que deux paires de bosselures granuleuses : celles qui correspondent aux lobules épigastriques et aux lobes protogastriques externes. Des trois paires de crêtes transversales, seule la première est moins saillante que chez l'*Eriocheir sinensis*.

Les manchons de soies des péréiopodes I sont identiques chez les mâles des deux espèces (tous les exemplaires d'*Eriocheir japonicus* du Muséum sont mâles). Les épines des mérupodites des péréiopodes II à V, et du carpopodite du péréiopode I, sont nette-



FIG. 6. — Holotype de l'*Eriocheir japonicus*
(Collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris).

ment plus courtes que chez l'*Eriocheir sinensis*. Les péréiopodes V sont plus comprimés latéralement.

L'examen de l'ensemble des caractères auquel s'ajoutera celui de la différence du nombre des chromosomes (cf. p. 69) permet donc de distinguer ces deux espèces. Si en Extrême-Orient, dans les territoires fréquentés par ces deux Crabes, on trouve des formes intermédiaires, comme le rapporte KOBAYASHI, cité par PANNING (1938), des croisements entre deux espèces aussi voisines suffiraient à l'expliquer.

Les autres *Eriocheir* sont moins connus. L'*Eriocheir leptognathus* RATHBUN (1913) est un Crabe de plus petite taille que les espèces précédentes (moins de 20 mm. de longueur et sexuellement mûr à cette taille). D'après la description de PANNING (1938), qui examina douze exemplaires, la carapace peu bombée porte trois dents latérales, le front est divisé en trois parties par deux épines sur les bords externes avec une partie centrale aplanie, et l'ischiopodite, ainsi que le mérupodite des troisièmes maxillipèdes, sont plus longs que chez l'*E. japonicus* ou l'*E. sinensis*.

Dans les collections du *Muséum de Paris*, nous avons examiné quatre exemplaires étiquetés dubitativement *Eriocheir penicillatus* DE HAAN, mesurant de 12,5 à 15 mm. de largeur. D'après SAKAI, cité par PANNING (1938), cette espèce ne serait autre qu'*Hemigrapsus penicillatus* (DE HAAN). Or, les Crabes du *Muséum* font certainement partie du genre *Eriocheir*. La détermination de l'espèce est moins évidente. La carapace peu bombée porte de chaque côté trois dents latérales. Le bord frontal égale la moitié de la largeur du corps, il est presque rectiligne, la légère échancrure médiane est à peine visible. Parmi les bosselures dorsales, seules les épigastriques sont bien marquées. Les pinces mâles couvertes de soies sur la face antérieure sont beaucoup plus développées que les pinces femelles avec soies courtes et clairsemées. L'abdomen des femelles couvre complètement le plastron, ce qui correspond vraisemblablement au stade adulte; ceci ne s'observe pas chez les *Eriocheir sinensis* ou chez les *Eriocheir japonicus* de même taille. Ces exemplaires sont très proches de l'espèce *Eriocheir leptognathus*; mais, pour en être assuré, il faudrait examiner le type.

L'*Eriocheir rectus* n'est connu que par la description brève de STIMPSON (1857), d'après un seul exemplaire de 23,7 mm. de largeur, originaire de Macao, qui n'a pas été conservé. La carapace est peu bombée avec quatre dents latérales dont la dernière est fortement réduite; le front est indistinctement quadrilobé. SAKAI (1937) décrit deux *Eriocheir* de 31 et de 33,5 mm. de longueur pris à Formose. Il les qualifie d'*Eriocheir rectus* sans les identifier complètement au type décrit par STIMPSON. Le *Muséum de Paris* possède un *Eriocheir rectus* déterminé par H. MILNE-EDWARDS. C'est une femelle de 80 mm. prise à Changhaï; tous les caractères sont ceux de l'*Eriocheir sinensis*. Il faut attendre l'examen d'un nombre important d'exemplaires avant de conclure.

II. — Répartition géographique hors de France.

EN EXTRÊME-ORIENT

L'habitat de l'*Eriocheir sinensis* en Extrême-Orient (fig. 7) s'étend de la province de Fo-kien au Sud (les exemplaires du *Muséum de Hambourg* proviennent de Fou-tchéou), jusqu'à la côte occidentale de la Corée, au Nord (d'après KAMITA et SAKAI, cités par PANNING, 1938), c'est-à-dire du vingt-septième au quarante-troisième degré de latitude Nord. Le vaste domaine occupé par ces Crabes prouve que l'on est en présence d'une espèce eurytherme.

C'est dans la province de Kiang-sou que le Crabe chinois est le plus abondant. On le trouve le long des côtes, dans les rivières et même dans les étroits fossés d'eau douce. Dans le Yang-tseu, on le capture à Han-kéou (750 km. de la mer): deux des exemplaires du *Muséum d'Histoire naturelle de Paris* en font foi; il monterait même jusqu'à Tchoukien (1.400 km. de la mer) (KOLLER, 1937).

C'est sous des latitudes un peu plus étendues (22° à 47°) que vit l'*Eriocheir japonicus*: son territoire va de la région de Canton ou de l'île Formose au Sud, jusqu'à la pointe méridionale de l'île Sakhaline au Nord. Il est très abondant dans les îles japonaises et le long de la côte orientale de la Corée; on le prend parfois à l'embouchure du Yang-tseu, au milieu des Crabes chinois (KOLLER, 1937).

L'Eriocheir leptognathus vit dans une zone plus restreinte que le crabe chinois, c'est-à-dire de la province de Fo-kien à la péninsule de Leao-tong dans la mer Jaune; son habitat principal est au Nord de Changhaï (PANNING, 1938).

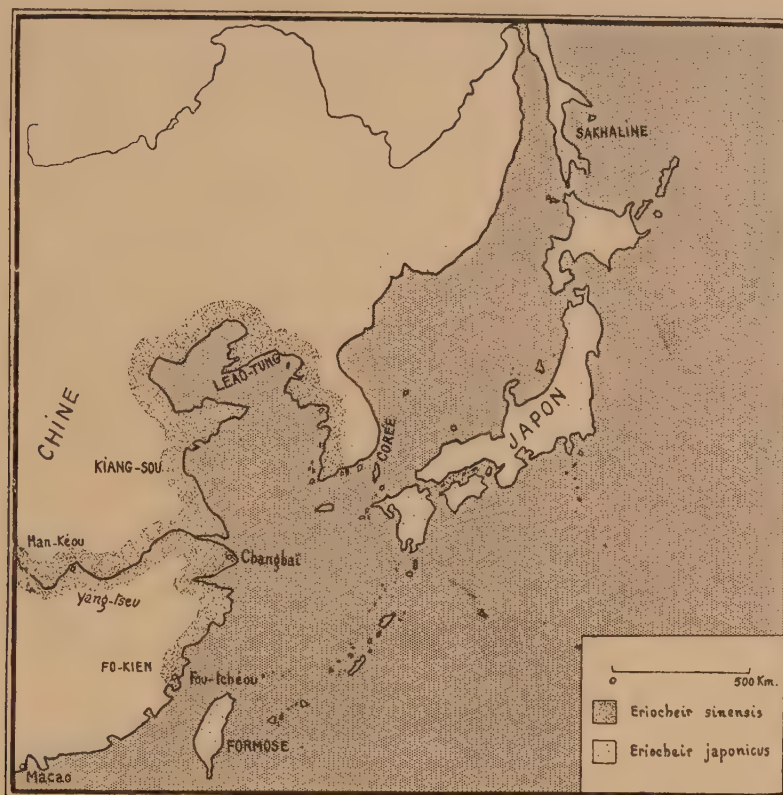


FIG. 7. — Carte de la répartition de l'*Eriocheir sinensis* et l'*Eriocheir japonicus* en Extrême-Orient.

EN EUROPE

L'INTRODUCTION. — La pénétration de l'*Eriocheir sinensis* en Europe a été maintes fois décrite. La première capture date de l'année 1912: un Crabe inconnu de 70 mm. de longueur était pris, le 26 septembre 1912, dans une nasse déposée dans l'Aller, affluent du Weser, à Rethem (100 km. de la mer). Ce Crabe, conservé à sec par la Société de Pêche de Verden, ne fut envoyé à l'*Institut zoologique de Hambourg*, pour détermination, qu'en 1923; à cette date, d'autres prises avaient déjà été identifiées par SCHNAKENBECK et PANNING. Ces derniers reconnurent qu'ils étaient en présence d'un exemplaire mâle de l'*Eriocheir sinensis* (PETERS et PANNING, 1933). En cette même année 1923, des pêcheurs affirmèrent qu'ils avaient capturé, depuis 1915 et chaque année, quelques Crabes chinois dans l'Elbe inférieur, à hauteur de Hambourg. Enfin, en 1922, un Crabe chinois vivant fut remis à l'*Institut zoologique de Hambourg*. Le nombre des captures suffit à prouver qu'elles n'étaient pas accidentelles.

On ne peut faire que des hypothèses sur le mode d'introduction de ce Crustacé. La plus vraisemblable est celle de PETERS (PETERS et PANNING, 1933 ; PETERS, 1936). En Chine, de jeunes *Eriocheir sinensis* auraient pénétré, à travers les grilles, dans les réservoirs de lest des navires, lors de leur remplissage d'eau; transportés de cette manière jusqu'en Allemagne, ils auraient été rejetés dans les fleuves (Elbe, Weser) lors de la vidange des réservoirs. La découverte de Crabes chinois dans de tels réservoirs (deux exemplaires de 40 à 50 mm. de longueur, à Hambourg, dans l'*Artemisia* de la « Hamburg-America », et un exemplaire, à Port-Saïd, dans le *Rickwers* venant d'Extrême-Orient) renforce cette hypothèse.

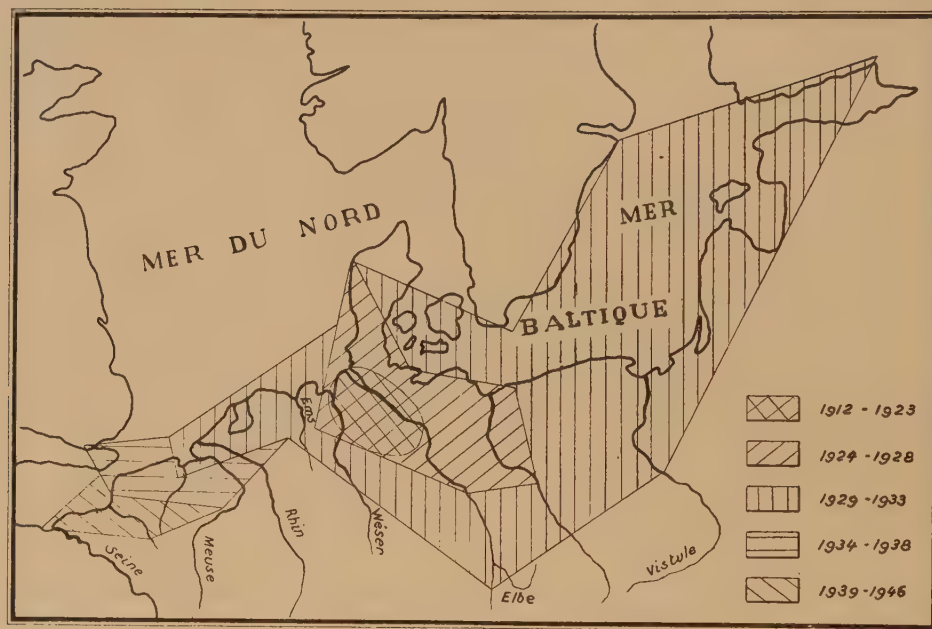


Fig. 8. — Carte de la propagation de l'*Eriocheir sinensis* en Europe.

LA PROPAGATION. — Ce Crabe, vivant en eau douce et se reproduisant en mer, peut se répandre à la fois à l'intérieur des réseaux fluviaux et le long des côtes. On peut retrouver les étapes principales de cette propagation, principalement d'après les exposés de PETERS (PETERS et PANNING, 1933; PETERS, 1937) (les principaux aspects sont indiqués sur la fig. 8).

La propagation débute en 1923, à partir des bassins de l'Elbe et du Weser. En 1924, le Crabe chinois monte dans un affluent de l'Elbe, la Havel, jusqu'à Brandebourg (250 km. de la mer). En février 1925, on découvre les premières femelles porteuses d'œufs au large de l'embouchure de l'Elbe. En 1926, on en capture dans le canal maritime qui relie Brunsbüttel à Kiel. En 1927, il monte jusqu'à la côte nord-ouest du Danemark, à Linghy, ce qui représente une extension de 300 km. le long de la côte, en une année. Au printemps de cette même année, de jeunes *Eriocheir* se prennent en grand nombre dans l'Elbe inférieur. En 1928, on le signale dans le réseau fluvial de l'Oder, à Lüben en Silésie (350 km. de la mer). Dans un affluent de l'Elbe, la Saale, il remonte jusqu'à Halle (450 km. de la mer); sa densité dans ce fleuve croît puisqu'en automne,

on vend 462 kg. de ce Crustacé au marché de Hambourg. En 1929, il pénètre dans le cours de la Vistule, près d'Osterode (300 km. vers le Nord-Est en une année). Pour la première fois, on le prend au sud-ouest des bassins d'introduction : dans l'Ems, à 100 km. du Weser. Les premières Mégalopes sont prises par SCHNAKENBECK, dans l'estuaire de l'Elbe, le 17 juillet. En novembre, un seul pêcheur prend environ 1.000 kg. de ce Crabe dans le cours inférieur de l'Elbe. En 1930, on ne signale que son accroissement de densité : 20.000 kg. pris en automne par les pêcheurs du cours inférieur de l'Elbe. En 1931, d'après OTTO et KAMPS (1935), on signale les premières captures en Hollande, dans les canaux du Groningue et de la Frise, dans le Zuiderzée et dans le Rhin jusqu'à Wesel (300 km. vers le Sud-Ouest en deux années). Dans le cours de l'Elbe, PANNING estime à 125.000 kg. le total des captures. En 1932, il atteint la côte lettonienne à Libau (200 km. vers le Nord-Est en trois années). Dans l'Elbe, il monte jusqu'à Prague, soit à 800 km. de la mer, ce qui constitue le plus grand parcours effectué dans un fleuve européen. Dans un affluent du Weser, la Fulda, il dépasse Cassel; dans l'Oder, il monte en amont de Breslau jusqu'à Brieg; dans la Vistule jusqu'à Wloclawek, et dans le Rhin en amont de Coblenze jusqu'à Saint-Goarshausen. En 1933, il parvient sur la côte finlandaise à Viborg, ainsi qu'à Abo et sur la côte suédoise aux abords de Stockholm (400 km. vers le Nord-Est en une année). Pour la première fois, on le capture en Belgique dans l'Escaut, près d'Anvers (LESTAGE, 1935) (60 km. vers le Sud en deux années). Dans le nord de la Hollande, il devient très abondant (KAMPS, 1937). En 1934, il avance le long de la côte suédoise vers le Nord jusqu'à Gefle (150 km. en une année). En Belgique, il se prend à l'embouchure de l'Yser à Nieuport (LESTAGE, 1935), à 100 km. au sud-ouest de l'estuaire de l'Escaut. En 1935, une capture isolée est signalée dans la Tamise (LEIPER, 1935). Dans l'Elbe, il atteint son maximum de densité et PANNING estime à 500.000 kg. le total des captures. Dans le Weser, le peuplement est moins important; dans l'Ems, il est insignifiant. Dans l'Oder et la Vistule, le Crabe est rare. En 1936, il pénètre à l'intérieur de la Belgique jusqu'à Bruxelles (LESTAGE, 1937). En 1937, il atteint, dans les eaux belges, Gand sur l'Escaut, et Liège sur la Meuse (200 km. de la mer) (LELOUP, 1938).

Depuis 1938, il n'a été signalé, hors de France, à notre connaissance, que trois cas d'extension : en Finlande, à Rauma, c'est-à-dire à 100 km. au Nord d'Abo (SCHNAKENBECK, 1942); en Belgique, dans la Meuse, légèrement en amont de Namur (300 km. de la mer) et dans l'Escaut, à hauteur d'Audenarde en amont de Gand (LELOUP, 1943). Depuis 1935-1936, il y a une légère réduction de densité dans les grands fleuves allemands (PANNING, *in litt.*). C'est ainsi que dans le Weser, après les captures abondantes de 1935 (15.700 kg.) et de 1936 (17.000 kg.), on prend moins de Crabes au cours des années 1943 (8.194 kg.), 1944 (7.836 kg.) et 1946 (8.156 kg.); dans l'Elbe, il semble avoir diminué en 1946. Il est rare dans la Hollande du Nord (HAZELHOFF, *in litt.*) et ne se capture pas abondamment dans les cours inférieurs du Rhin et de la Meuse (BRINK, 1942). En Belgique, il est très abondant dans l'estuaire de l'Yser, de 1940 à 1946 (renseignements obtenus par le *Service des Ponts et Chaussées de Nieuport*), et à l'embouchure de l'Escaut (capture de 24.685 Crabes dans le marais de Doel, en 1943) (LESTAGE, 1945). La rareté des données récentes sur l'extension vers le Nord-Est n'est probablement pas sans liaison avec les difficultés que la situation internationale a opposées aux recherches et à leur publication au cours de ces dernières années.

Partant de ces observations, PETERS (1937) remarque qu'à partir du centre de dis-

persion, c'est vers le Nord-Est que l'*Eriocheir sinensis* s'est le plus rapidement étendu (Viborg est à 1.400 km. de l'Elbe, alors que Nieuport n'est qu'à 500 km. du Weser). Cet auteur estime que la propagation plus rapide vers le Nord-Est serait liée à l'influence de courants marins côtiers, car cette extension s'opère plus fréquemment le long des côtes que par les rares canaux parallèles à la mer.

La pénétration profonde à l'intérieur du pays se limite au domaine des grands fleuves. KAMPS (1937) admet que la présence d'un courant constitue un facteur principal de pénétration profonde en eau douce. L'accroissement de population semble lié à la présence d'estuaires assez importants qui permettent, lors de la reproduction, le passage progressif des adultes de l'eau douce vers l'eau de mer (KAMPS, 1937). Si la mer Baltique et l'Oder ou la Vistule demeurent des zones de population sporadiques, c'est probablement parce que les Crabes ne peuvent se reproduire dans la Baltique et ne trouvent un territoire de frai qu'à hauteur des îles danoises (PANNING, *in litt.*) où la salinité atteint de 17 à 20 pour 1.000 (DE MARTONNE, 1940).

Par suite des conditions hydrographiques différentes de celles de l'Allemagne et de la Hollande, les captures de France apporteront quelques données nouvelles à ces diverses interprétations.

CHAPITRE PREMIER. — HISTORIQUE DE LA PROPAGATION EN FRANCE

I. — Les faits.

Ce paragraphe présentera succinctement les observations publiées antérieurement et décrira les résultats nouveaux.

CAPTURES ISOLÉES. — C'est le long de la côte du Boulonnais que furent pris les deux premiers *Eriocheir sinensis*. L'une des captures remonterait à 1930 : d'après une communication orale de M. LE GALL, directeur de l'*Office scientifique et technique des Pêches maritimes*, celui-ci aurait trouvé en juin, sur les rochers de la plage de Ningles, à quelques kilomètres au sud de Boulogne, un Crabe chinois, qu'il n'a pas conservé. L'autre capture date du 5 mars 1936. La Station zoologique de Wimereux reçut un Crabe chinois mâle de 78 mm. de largeur : il avait été pris dans un « bas parc » (1), à Audresselles, commune située à une quinzaine de kilomètres au nord de Boulogne (GALLIEN, 1936).

PÉNÉTRATION EN 1937. — Ces deux captures effectuées en eaux salées demeuraient isolées et laissaient prévoir une pénétration prochaine à l'intérieur de nos eaux douces. Elle ne se produit pas dans le Boulonnais, dont les fleuves côtiers sont complètement isolés des autres fleuves et canaux français, mais dans la Flandre française, dont le

(1) Le « bas parc » est un filet côtier de 200 à 300 mètres de longueur; il est disposé verticalement en demi-cercle entre les niveaux des marées hautes et basses et retient ce qui à marée haute s'est placé dans cette poche.

réseau hydrographique prolonge sans aucune discontinuité les fleuves côtiers, canaux et « watergangs » (1) des Flandres belge et hollandaise.

C'est à l'automne 1937 que sont identifiés cinq *Eriocheir sinensis* capturés dans la portion française de l'Yser, dans l'Aa et dans les canaux ou fossés situés à l'Est de l'Aa.



FIG. 9. — Carte de la propagation de l'*Eriocheir sinensis* dans le nord de la France.

c'est-à-dire dans une région de forme sensiblement carrée ayant 30 km. de côté (HOESTLANDT, 1937, 1940) (fig. 9.). Quelques autres captures vraisemblables nous sont ensuite signalées par des pêcheurs d'eau douce et de mer.

(1) Le « watergang » est un large fossé d'assèchement des terres basses.

INSTALLATION EN 1938. — 23 Crabes chinois sont capturés entre le 23 septembre et le 18 novembre 1938. Ce sont principalement des exemplaires de grande taille, provenant tous de la zone de pénétration (HOESTLANDT, 1940). Ce nombre suffit à prouver l'installation définitive en Flandre française.

EXTENSION DE 1938 A 1947. — C'est à la fois sur le littoral et vers l'intérieur que s'opère l'extension au cours des années 1938 à 1947.

Le long de la côte. — De Boulogne à l'estuaire de la Somme, aucune capture n'est enregistrée de 1938 à 1942. Nous avons effectué plusieurs fois des recherches au Portel, dans les estuaires de la Canche et de l'Authie; les enquêtes auprès des pêcheurs de mer ou de rivière, ainsi qu'auprès des gardes maritimes, demeurèrent vaines. Ceci prouve au moins la rareté de ce Crabe.

Au printemps de 1942, l'estuaire de la Somme est atteint : quatre captures d'avril et de mai sont identifiées; il faut y joindre quelques autres exemplaires que les pêcheurs n'ont pas envoyés (HOESTLANDT, 1942).

A la fin du printemps de cette même année, des recherches personnelles effectuées le long de la côte, depuis la Somme à Saint-Valéry, jusqu'à l'Orne à Ouistreham, n'apportèrent aucun résultat; il en fut de même des enquêtes menées auprès du personnel de l'*Inscription maritime* ou des *Ponts et Chaussées* et auprès des pêcheurs eux-mêmes.

Au printemps de 1943, un pêcheur de Honfleur prend au chalut un Crabe chinois de 60 mm., dans les eaux salées du chenal Sud de la Basse-Seine, à un mille de la côte (HOESTLANDT, 1943). Au printemps de 1945, une autre capture m'est signalée, près du bateau-feu situé à cinq ou six milles à l'Ouest du Havre. Il s'y ajouterait quelques autres Crabes pris au cours de la même année dans l'estuaire de la Seine, ainsi qu'au large des côtes en face de Fécamp. La capture isolée de 1943 annonçait le début de l'installation réalisée en 1945. Aucune prise nouvelle n'a été constatée en 1946 ou en 1947; il est probable qu'il faudra attendre plusieurs années avant que l'invasion ne devienne massive, comme ce fut le cas pour l'Elbe.

A l'intérieur des terres. — En 1939, le Crabe remonte dans un affluent de l'Yser, jusqu'à Steenvoorde, à 55 km. de l'estuaire. En 1941, le bassin de l'Yser est presque totalement envahi (HOESTLANDT, 1940). En juin 1943, nous prenons une jeune femelle de 25 mm., près de la source, sous un pont à Rubrouck; une autre capture nous est signalée dans une mare située le long de l'étroit ruisseau qu'est l'Yser, sur le territoire de Buysscheure, soit à 70 km. de la mer. Or, dans la zone de ces deux dernières captures, le lit du fleuve ne dépasse pas 0,50 m. de largeur et il s'assèche durant les mois de l'été; seules les mares avoisinantes, plus profondes que le lit, conservent un peu d'eau.

Dans les hauts bassins de l'Aa, en amont d'Arques, et de la Lys, en amont d'Aire, les recherches personnelles (1941, 1945) et les enquêtes menées auprès des pêcheurs (1946) n'apportent que des conclusions négatives. Des zones d'eaux polluées (en amont d'Arques pour l'Aa, et près de la frontière belge pour la Lys) isolent ces hauts bassins. Cependant, quelques pêches de Crabes se font dans la Lys entre Aire et Merville, ce qui semble prouver que les Crabes proviennent de l'Aa par le canal de Neuffossé. Dans le bassin de l'Escaut, on signale une capture dans les étangs de la région de Condé, en juillet 1946 (ANDRÉ, 1946).

Dans les eaux douces du Boulonnais, c'est seulement en 1943, malgré des recherches

personnelles antérieures, que se prennent les premiers Crabes chinois. Le 18 juin, nous capturons, dans un affluent gauche de la Slack, un Crabe et trois exuvies de 10 à 31 mm. C'est à 4 km. de l'estuaire situé lui-même à 10 km. au Nord de Boulogne. D'autres recherches dans la Slack (1) demeurèrent infructueuses. En cette même année, deux Crabes chinois nous sont signalés dans la Liane qui se jette à Boulogne : l'un, le 12 septembre, est pris à Hesdigneul par un pêcheur d'anguilles; l'autre, le 15 septembre, est trouvé en amont à Questrecques, à 20 km. de la mer, dans la grille de la turbine d'un moulin. L'installation est donc effectuée en cette année 1943. En 1946, le Crabe monte à quelques kilomètres en amont, à Wirwignes.

Dans la Somme, M. le Conservateur VIVIER, directeur de la *Station centrale d'Hydrobiologie appliquée*, nous apprend qu'en septembre 1943, un Crabe chinois mâle de grande taille est pris à Saint-Christ, en amont de Péronne, à 150 km. de la mer (HOESTLANDT, 1945). En 1945, deux Crabes sont pris à Saint-Christ et deux autres entre Abbeville et Amiens.

Enfin, l'*Eriocheir* pénètre dans le bassin proprement-dit de la Seine; on prend un mâle de grande taille (7,5 cm. de largeur) le 5 octobre 1947, à l'entrée de la ville de Reims. C'est au nord-ouest de la cité, dans le caisson maçonné d'une vanne reliant le « canal de la Marne à l'Aisne » au système des égouts de la ville (2). Cette station se situe à 140 km. de celle de Saint-Christ, sur la Somme, et à 250 km. de celle de la région de Namur, sur la Meuse. C'est la première fois qu'un Crabe chinois est pris en France à une aussi grande distance de la mer (290 km. par les voies les plus courtes : canal de l'Aisne à l'Oise, puis de l'Oise à la Somme et cours de la Somme).

ACCROISSEMENT DE POPULATION. — Les deux premiers fleuves côtiers envahis, l'Yser et l'Aa, nous fournissent les conditions les meilleures pour suivre le peuplement du Crabe chinois; ils constitueront le centre principal de ce paragraphe.

L'Yser. — La partie française de son cours s'étend de sa source (70 km. de la mer) à Herzele (40 km. de la mer) (fig. 9); ce fleuve côtier n'est canalisé qu'en Belgique; en France, son niveau et son débit varient considérablement selon l'abondance des pluies; l'Yser s'achève à Nieuport par un estuaire saumâtre de 2 km. de longueur. Les pêcheurs de la partie française se plaignent, depuis 1941, de la fréquence des captures de Crabes chinois lorsqu'ils pêchent au fond; depuis 1944 et 1945, ils désertent les berges.

Des recherches personnelles en diverses stations, par l'immersion de fagots, procurent très facilement des Crabes : à Wylder, à Esquelbecq, à Zeggiers-Cappel et à Bollezele. C'est ainsi que, le 23 mai 1943, neuf Crabes sont relevés dans un seul fagot. D'autre part, à Herzele, le 22 mai 1944, sur une surface de 20 m² asséchée pour la construction d'un nouveau barrage, une cinquantaine de Crabes de 10 à 40 mm. essaient de s'enliser ou de fuir.

Des résultats plus précis sont recueillis grâce à un barrage construit sur la commune d'Herzele (ferme de M. R. CAENEVEY), à 4 km. de la Belgique. Suivant les fluctuations du cours, le lit mesure de 4 à 15 m. de largeur et la profondeur est de 0,20 à 5 m.;

(1) Ces recherches ont été faites au cours d'un séjour à la *Station biologique d'Ambleteuse*, où M. le Professeur BOULANGÉ, directeur, nous réserva le meilleur accueil.

(2) Nous adressons nos remerciements à Monsieur J. LAURAIN, docteur en médecine à Reims, qui nous communiqua aimablement les précisions relatives à cette capture.



FIG. 10. — Barrage de l'Yser à Herzele, au moment des plus basses eaux.

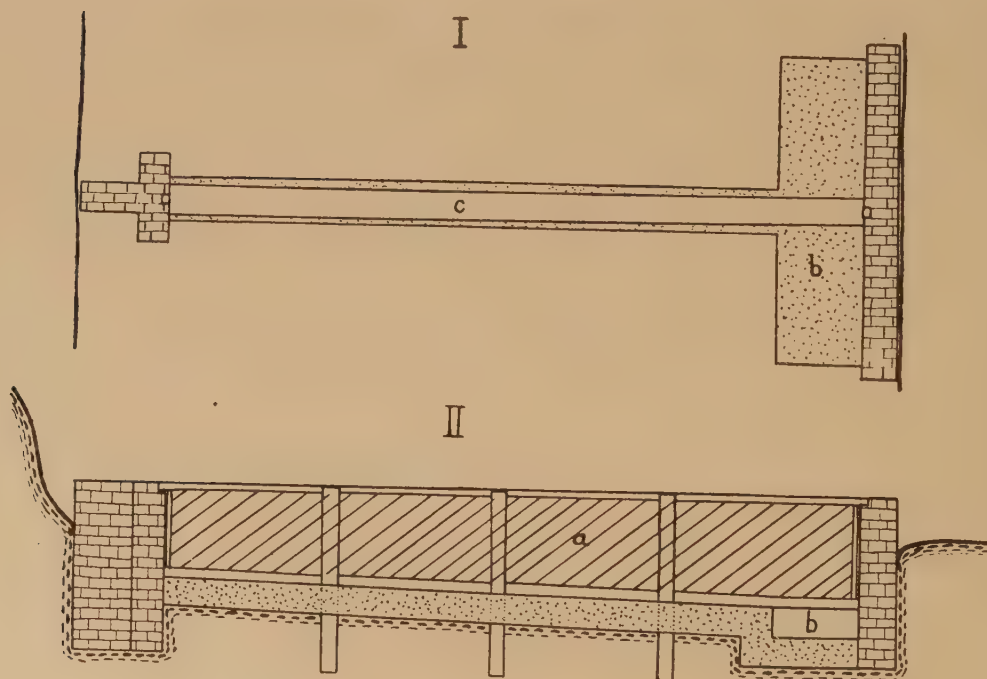


FIG. 11. — Plan du barrage de l'Yser à Herzele. — I. Barrage vu de dessus. — II. Barrage vu de face. — *a* : filet métallique grillagé; *b* : emplacement de la nasse; *c* : plaques de zinc couvrant le barrage.

au point choisi, le lit rectiligne ne mesure en été que 4,50 m. de largeur, avec une profondeur de 0,20 à 0,40 m.

Une première installation est établie dès l'obtention de l'arrêté préfectoral, en juillet 1939; elle fit l'objet d'une description antérieure (HOESTLANDT, 1940). Ce barrage se détériora rapidement et, en 1943, les Crabes le franchissaient par des galeries creusées en-dessous. Une construction plus solide est édifiée en mai 1944 (fig. 10 et 11). Les fondations de ce nouveau barrage ne dépassent pas le niveau de l'eau; elles ont été coulées en deux blocs de ciment : sur l'un (4,50 m. $\times$ 0,40 m.) repose le filet métallique grillagé; et sur l'autre, perpendiculaire au premier (2 m. $\times$ 0,50 m.) coulé à une côte plus basse de 0,20 m., est posée la nasse, soit sur la portion amont, soit sur la portion aval, suivant que l'on veut capturer les Crabes montants ou descendants. De petits murs bordants maintiennent l'ensemble des installations et gênent le contournement de l'obstacle par les Crabes. Dans cette construction, le courant le plus intense par époques de moyennes eaux, la totalité de l'eau par époques de très basses eaux (fig. 10), passent au niveau de la nasse. Le filet métallique à mailles de 1 cm. est disposé sur un cadre de bois de 5 m. $\times$ 0,50 m. Ce cadre est fixé aux piquets et maintenu dans les rainures des murs ou du fond de ciment; des plaques horizontales de zinc de 0,30 m. de largeur couvrent le cadre pour arrêter les Crabes qui grimpent le long du grillage. La nasse de section rectangulaire (0,50 m. $\times$ 0,25 m.) mesure 1 m. de longueur. Deux entrées coniques successives assurent la retenue des Crabes capturés.

Cette installation bien entretenue retient les Crabes en très grand nombre, comme le prouvent les tableaux des captures de 1944 à 1946; mais elle présente encore un triple inconvénient. Lors des crues, l'eau passe à côté du barrage sur la seconde moitié marécageuse du lit qui se trouve à 0,30 m. au-dessus de la partie utilisée pour les captures. Par basses eaux, de nombreux Crabes empruntent cette voie marécageuse, comme le prouvent les traces observées sur la vase et les débris de Crabes dévorés par les rats. L'arrêté préfectoral interdit l'installation du barrage sur toute la largeur du lit. Enfin, il est impossible d'utiliser le barrage durant l'hiver, l'eau montant à 2 et 3 m. de hauteur. Le nombre réel des Crabes dépasse certainement le nombre des Crabes capturés; ces derniers chiffres permettent cependant des examens comparatifs satisfaisants.

Rappelons les chiffres publiés antérieurement (HOESTLANDT, 1940, 1942). En 1939, le premier barrage arrête une quarantaine de Crabes; si, en 1940, il ne fonctionne pas, aux dires de M. CAENEVEY les passages sont plus abondants; en 1941, on recueille plus de 100 Crabes montants et, du 15 août au 11 octobre, 780 Crabes se dirigeant vers l'aval.

En 1942, une nasse à ouverture tournée vers l'amont est placée dès le 1^{er} avril; le barrage avec nasse toujours orientée pour la capture des Crabes montants n'est installé que le 24 juin (la hauteur des eaux en rend le montage impossible avant cette date); la nasse est changée de sens le 14 août pour la capture des Crabes descendants, et le barrage est enlevé le 26 octobre. Il y a lieu de signaler deux causes de réduction des captures : d'une part, en juillet, la nasse est en mauvais état; d'autre part, un tunnel de 0,70 m. de longueur, que le courant ou les Crabes creusent, leur donne la possibilité de franchir le barrage, ce tunnel est obstrué le 30 juillet.

TABLEAU I. — Captures de 1942.

Date	Nombre			Date	Nombre		
	♂	♀	♂♀		♂	♀	♂♀
8 juin	1			19 août	7	3	
14 »		2		20 »	7	5	
18 »	1			21 »	3	5	
21 »	2			22 »	1	2	
23 »	1			23 »	2	8	
25 »	4			24 »	5	2	
26 »		1		25 »	8	11	
27 »	3	3		26 »	10	8	
28 »	3	3		27 »	12	10	
29 »	2	1		28 »	12	10	
30 »	1			29 »	7	5	
2 juillet	3			31 »	12	10	
3 »	2			1 ^{er} septembre			45
4 »	3			2 »	25	15	
6 »		1		3 »			70
7 »		1		5 »	22	15	
9 »	2			7 »			40
10 »	3			8 »			60
12 »		1		9 »			60
13 »		2		11 »			50
15 »		1		17 »	16	29	
17 »	1			21 »			100
18 »	1	1		26 »			100
31 »	1	1		30 »			100
1 ^{er} août		1		2 octobre			40
2 »	1	1		4 »			30
8 »	1	1		10 »			25
13 »	2	1		15 »			20
16 »	8	10		20 »	2	4	
17 »	2	3		22 »	4	4	
18 »	7	2		26 »	2	3	

N.-B. — Les chiffres correspondants aux sexes mélangés ne sont qu'approchés.

Le total des captures comprend 60 Crabes montants (38 mâles et 22 femelles) et 1.078 Crabes descendants (174 mâles, 164 femelles et 740 non examinés), soit plus de 1.100 Crabes pris au barrage.

En 1943, une nasse est déposée dès le 10 mars, puis le barrage lui-même dès le 5 avril; jusqu'au 15 août, les nasses sont orientées pour la capture de Crabes montants; du 16 août au 15 novembre, c'est pour la capture de Crabes descendants. Le mauvais état de la nasse et du barrage facilite le passage de nombreux Crabes.

TABLEAU II. — Captures de 1943.

Date	Nombre			Date	Nombre		
	♂	♀	♂♀		♂	♀	♂♀
15 mars	1			10 mai		2	
16 »	1	2		11 »		1	
18 avril	1	1		12 »	1		
19 »	1			13 »	2	1	
22 »	2	1		14 »	2		
24 »	1	3		15 »	1	1	
25 »	5			17 »	1	1	
26 »	2	2		18 »	2	1	
27 »	5	3		19 »	1	2	
29 »	2	1		20 »	2		
30 »	4			21 »	2	3	
1 ^{er} mai	1			22 »	1	2	
5 »		1		23 »	2	1	
8 »	1			24 »	1	2	
9 »	1	1		27 »	1		

TABLEAU II. — Captures de 1943 (suite).

Date	Nombre			Date	Nombre		
	♂	♀	♂♀		♂	♀	♂♀
28 mai	2			10 octobre			13
29 »	1	1		11 »	3	4	
10 juin	1			12 »		9	
12 »	2			15 »	2	3	
1 ^{er} août	4			17 »			13
24 »	3			18 »			8
27 »	5	2		19 »			9
30 »	6			20 »			8
6 septembre	1			22 »			12
12 »	7	7		23 »			21
17 »	2	3		25 »			11
22 »			22	27 »	2		
25 »	5	2		28 »			8
27 »			60	29 »			9
28 »			80	30 »	2		
29 »			110	2 novembre	3	7	
30 »			80	4 »			9
1 ^{er} octobre			80	5 »			8
2 »			80	7 »			8
4 »			40	9 »			8
5 »			15	10 »	2	4	
6 »			7	11 »		3	
9 »			30	15 »	2	6	

A ces captures s'ajoutent 42 Crabes de 8 à 20 mm. pris dans une petite nasse (0,50 × 0,30 × 0,10 m.) à mailles de 2 mm., les 26 avril, 10, 14, 15, 28 mai au 10 juin. Le total des captures comprend 132 Crabes montants (42 petits, 57 mâles et 33 femelles) et 844 Crabes descendants (45 mâles, 50 femelles et 749 non examinés), soit un millier de Crabes.

En 1944, la grande nasse en mauvais état et la petite nasse à mailles de 2 mm. sont déposées dans l'Yser dès le 5 mars jusqu'au 1^{er} avril; seule la petite nasse est efficace. Le nouveau barrage est achevé le 30 mai et il fonctionne jusqu'au 14 juillet pour la capture des Crabes montants, puis du 15 juillet au 23 octobre pour celle des Crabes descendants (avec interruption du 2 au 23 septembre, lors des combats dans la région). L'été est très sec; on constate l'arrêt complet du courant du 12 au 20 août, avec une forte baisse du niveau de l'eau, mais un petit mur de terre en aval du barrage maintient un niveau constant de 0,25 m. d'eau. Dans le tableau III, on enregistre séparément, pour les Crabes descendants, les non-adultes et les adultes (1).

TABLEAU III. — Captures de 1944.

Date	Nombre					Date	Nombre				
	♂ non adultes	♂ adultes	♀ non adultes	♀ adultes	♂♀		♂ non adultes	♂ adultes	♀ non adultes	♀ adultes	♂♀
20. mars					35	14 juin					22
27 »					2	19 »	18		15		
28 »					1	20 »	19		15		
1 ^{er} juin	52		74			21 »	4		7		
3 »	11		14			22 »	3		3		
12 »					72	26 »	20		17		

(1) Nous appelons « mâles adultes » les Crabes dont les pinces sont totalement entourées d'un manchon de soies, par opposition aux « mâles non adultes » privés de soies sur la face ventrale des pinces; les « femelles adultes » se caractérisent par le large abdomen couvrant le plastron thoracique et bordé de soies longues, par opposition aux « femelles non adultes » à abdomen plus étroit laissant à découvert le bord du plastron et à soies bordantes courtes.

TABLEAU III. — Captures de 1944 (suite).

Date	Nombre					Date	Nombre				
	♂ non adultes	♂ adultes	♀ non adultes	♀ adultes	♂♀		♂ non adultes	♂ adultes	♀ non adultes	♀ adultes	♂♀
27 juin	2		7			19 août	1				
29 »	3		2			23 »	18	1	20	3	
3 juillet	3		6			25 »	48	23	46	23	50
4 »	4		9			30 »	52	7	21	15	
5 »	12		12			1 ^{er} septembre	4	3	3	1	
6 »	11		10			24 »					200
7 »	5		4			28 »					400
8 »	2		1			30 »					200
13 »					40	1 ^{er} octobre					200
15 »					300	2 »					150
17 »	190	1	174	1		3 »	15	47	16	75	70
19 »	64		61	1		4 »	12	30	9	39	
20 »	75	1	77	1		6 »					200
21 »	1					9 »	47	4	37	7	
26 »	89		61	1		12 »	32	6	20	7	
29 »	60		23	2		15 »					100
2 août	78		75	1		20 »	78	3	69	4	
5 »	91		108	3		23 »	68	1	49	2	
12 »	72	2	76	3		30 »	38		32	5	
18 »	30	4	28	6		31 »	63		42	5	

Le total des Crabes comprend 537 Crabes montants (169 mâles, 196 femelles et 172 non examinés dont 38 petits), et 4.481 Crabes descendants (1.359 mâles, 1.252 femelles et 1.870 non examinés), soit un total d'environ 5.000 Crabes.

En 1945, la faible hauteur de l'eau, le 25 février, permet de déposer une nasse durant quelques jours : c'est sans résultat. Le 3 avril, le barrage est installé; on ne prend que quelques Crabes montants, mais des milliers d'épinoches (ces poissons abondaient dans les eaux saumâtres des zones inondées pour faits de guerre). En juillet, une vingtaine de captures me sont signalées. Le 8 août, on change le sens de la nasse; le tableau IV donne les captures approximatives de ce mois.

TABLEAU IV. — Captures d'août 1945.

Date	Nombre
11 août	20
12 »	200
13 »	200
14 »	150
15 »	100
16 août	150
17 »	40
20 »	40
21 »	20
23 »	200

En septembre et en octobre, les captures, beaucoup moins abondantes, ne sont pas notées. En octobre, les feuilles mortes entraînées par le courant obstruent l'entrée de la nasse et l'installation est enlevée le 22 de ce mois. Le chiffre de 1.120 crabes pour le mois d'août est le seul à retenir; il est à peine supérieur à celui des captures d'août 1944 (905 Crabes).

En 1946, le barrage est installé du 22 juin au 20 novembre, et la nasse est disposée pour la capture des Crabes descendants. En plus des *Eriocheir* qui contournent

l'ouvrage, il faut signaler ceux de petite taille qui s'échappent de la nasse détériorée par l'usure. Les périodes de fortes pollutions des eaux, par une usine de rouissage de lin située à 300 m. en amont du barrage, correspondent aux dates suivantes : 24 juin - 2 juillet, 9-19 juillet; 4-10 août; elles coïncident avec des captures nombreuses. Les Crabes ont été comptés sans examen des sexes, dans le seul but de suivre leurs déplacements et de totaliser les captures.

TABLEAU V. — Captures de 1946.

Date	Nombre	Date	Nombre
24 juin	40	20 août	240
25 »	52	21 »	160
26 »	64	22 »	80
27 »	45	23 »	40
28 »	36	24 »	30
29 »	45	25 »	22
30 »	67	26 »	11
1 ^{er} juillet	58	27 »	4
2 »	39	29 »	2
3 »	20	1 ^{er} septembre	10
4 »	15	3 »	15
5 »	10	5 »	8
6 »	12	7 »	60
7 »	11	10 »	50
8 »	20	11 »	80
9 »	14	12 »	120
10 »	1	13 »	160
11 »	40	14 »	200
12 »	25	15 »	240
15 »	50	16 »	240
17 »	25	17 »	160
19 »	92	18 »	200
20 »	40	19 »	120
21 »	40	20 »	80
22 »	30	21 »	80
23 »	20	22 »	40
25 »	15	23 »	40
26 »	10	24 »	40
27 »	15	25 »	30
4 août	37	26 »	15
6 »	18	12 octobre	160
10 »	1	16 »	180
14 »	2	26 »	30
17 »	1	2 novembre	30
18 »	20	9 »	40
19 »	320	20 »	10

Le total des Crabes descendants s'élève à 4.377. Ce chiffre est sensiblement égal à celui des Crabes descendants capturés en 1944 (4.481); la comparaison établie entre les mois d'août 1944 (905), 1945 (1.120) et 1946 (988) apporte des résultats semblables.

L'Aa. — Le cours de l'Aa peut se diviser en trois zones : en amont d'Arques, entre Arques et Gravelines, en aval de Gravelines vers la mer (fig. 9).

En amont d'Arques, situé à 30 km. de la mer, l'Aa ne contient pas de Crabes (observations et enquêtes de 1941 à 1946). Le canal de Neuffossé prolonge vers le Sud l'Aa canalisé, mais avec une forte dénivellation qui exige pour la navigation le passage de sept écluses ou l'utilisation d'un bac ascenseur. A l'automne 1941, on voit chaque matin quelques Crabes morts au pied des constructions de l'ascenseur; en 1946, ils y sont à peine plus nombreux. Durant ces mêmes années, le Crabe est rare à l'extrémité amont du canal de Neuffossé, sur le territoire d'Aire (10 km. au sud d'Arques).

Entre Arques et Gravelines, c'est-à-dire de 30 à 3 km. de la mer, le Crabe, rare en 1939, est maintenant abondant; il s'est installé dans la zone poissonneuse et marécageuse des environs de Saint-Omer, de Watten et d'Audruicq, ainsi que dans un affluent (la Hem) et dans les larges fossés qui drainent la région; un assèchement de fossé à Saint-Pierrebrouck, en 1944, a révélé la présence de très nombreux Crabes sur le fond.

De Gravelines à la mer, il a été possible d'observer fréquemment le peuplement

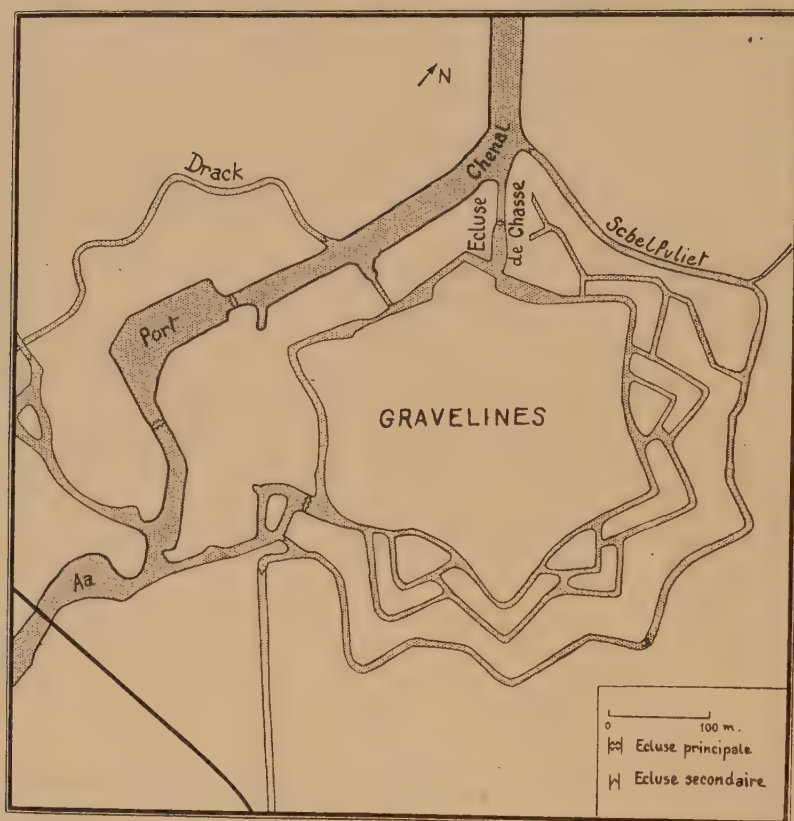


FIG. 12. — Plan des fossés et canaux de Gravelines.

des eaux douces et saumâtres. Dans ce secteur, le cours de l'Aa se divise en trois parties (fig. 12) : l'extrémité aval du cours canalisé, longue de 300 m., qui s'étend du pont de la voie ferrée aux écluses amont du port, le port lui-même et le chenal long de 2 km. entre les écluses aval du port et la mer. Sur ce parcours, les fossés des fortifications qui entourent la ville constituent une dérivation prenant naissance dans le cours canalisé pour s'achever par l'« écluse de Chasse » dans l'axe du chenal. Deux autres larges fossés aboutissent à l'amont du chenal : le Schelfvliet, qui draine l'eau des basses terres situées à l'est et au sud de Gravelines, et le Drack pour les terres situées à l'Ouest.

De 1937 à 1939, les captures de Crabes chinois à Gravelines sont rares (HOESTLANDT, 1940); c'est à partir de 1940 qu'on les trouve assez facilement à l'amont du

port et dans le chenal; au printemps de 1941, on prend les premières remontées de mer vers eau douce sur l'avant-radier de l'écluse de chasse (une vingtaine de Crabes en une heure), et à l'automne c'est par milliers que les Crabes chinois descendent vers la mer (HOESTLANDT, 1942). En 1941 également, le 6 décembre, pour la première fois, les jeunes stades de fond (4,5 à 10 mm. de largeur) sont pris dans les fossés des fortifications; ils sont très nombreux dans la zone découverte à marée basse (malgré la fermeture de l'écluse de chasse, les fuites d'eau par les interstices des constructions suffisent à modifier le niveau d'eau de ces fossés); sur 0,30 m. de berge, on en compte 20 à 25.

En 1942, les remontées sont plus nombreuses (30 captures en une heure), mais les descentes vers la mer semblent moins massives que l'année précédente. En 1943, la forte pollution des eaux en automne par les usines betteravières cause la mort des poissons et des Crabes; on aperçoit ces derniers en très grand nombre dans l'extrémité aval du cours canalisé (des milliers de grands Crabes de 50 à 85 mm. de largeur et des milliers de très petits de 4 à 11 mm. de largeur). A l'automne de 1944, les descentes sont apparemment moins importantes, mais il faut noter l'absence de pollution et l'ouverture des écluses à toutes les marées basses. Au printemps de 1945, de très nombreux *Eriocheir* remontent (200 captures en une heure) et, à l'automne, les Crabes descendants sont nombreux sur les berges (entre les éléments du perré) et sur le fond (pêche au filet avec appât). Au printemps de 1946, à une même marée basse, 1.400 Crabes sont rassemblés sur l'avant-radier en aval des écluses de chasse; le personnel des *Ponts et Chaussées* remarque que des Crabes franchissent par milliers les écluses du port entre le 23 et le 30 avril. A l'automne les passages sont moins importants que les années précédentes.

Les accroissements de population du Shelfvliet et du Drack correspondent à ceux du cours de l'Aa, mais lui demeurent constamment inférieurs; les territoires irrigués par ces larges fossés sont beaucoup plus restreints.

La région de Dunkerque. — L'*Eriocheir* y abonde dès 1941. La situation militaire empêche toute observation à Dunkerque de 1942 à 1945; en cette dernière année, les Crabes sont nombreux aux écluses commandant le déversement des eaux des basses terres vers la mer. Dans la région de Bergues (située à 10 km. au Sud), riche en canaux et en fossés poissonneux, les observations sont possibles de 1942 à 1945. Les premières captures remontent à 1941 (HOESTLANDT, 1942). En 1942, le Crabe est plus abondant; on le prend de mai à novembre dans les nasses; des pêcheurs en recueillent à l'automne plusieurs centaines par jour le long du bajoyer des écluses; la plupart de ces Crabes mesurent de 40 à 60 mm. De 1943 à 1946, la situation est sans changement appréciable. Il est intéressant de signaler que l'inondation de ce secteur par l'eau de mer, de juin 1944 à mai 1945, n'a pas favorisé le peuplement de cette région: lors de la mise à sec des canaux à la fin de cette période, il n'y avait ni Crabes, ni orifices de galeries sous le niveau des hautes eaux. L'eau salée ne semble pas être un milieu favorable à la croissance de ce Crustacé.

La région de Calais. — Le Crabe chinois y abonde en 1941 (HOESTLANDT, 1942), et plus encore en 1942; toutes recherches sont interdites de 1942 à 1944; en 1945 et en 1946, il est abondant, mais on ne peut parler d'une population massive.

La région de Boulogne. — Rare en 1938 (VIVIEN, 1938), ce Crabe se prend assez souvent dans les filets côtiers des pêcheurs à l'automne de 1942. Lors de la reprise de la pêche,

durant les hivers 1944-1945 et 1945-1946, les pêcheurs se plaignent de la grande abondance des Crabes à chaque marée basse dans les « bas parcs » installés à Ambleteuse ou à Audresselles, et de la détérioration de leurs filets. En eau douce, les captures ne sont pas fréquentes jusqu'en 1945. En 1945 et en 1946, le Crabe est abondant dans la Liane, principalement entre Pont-de-Briques et Carly. En 1946, il abonde dans la Canche à hauteur de Montreuil, et dans l'Authie entre l'estuaire et Dominois (fig. 9).

L'estuaire de la Somme. — Le Crabe augmente régulièrement de densité. Dans les « bas parcs » installés dans la baie, en face du Crotoy, les captures sont rares en 1943; on prend dans chaque filet 1 à 2 Crabes par marée en 1945, et 3 à 4 au printemps de 1946.

II. — Interprétation des faits.

Comment l'*Eriocheir sinensis* pénétra-t-il en France ? On ne peut formuler que des hypothèses; la plus vraisemblable suppose une arrivée à la fois par mer et par eau douce; car, d'une part, le Crabe chinois est capturé le long de la côte avant de pénétrer dans nos eaux douces, et, d'autre part, il est pris dans l'Yser français sans communication avec les canaux ou watergangs français.

Dans le Boulonnais et la Somme, l'extension s'effectue par mer. L'isolement des eaux douces du Boulonnais suffit à l'expliquer pour ce premier territoire. L'invasion de l'estuaire de la Somme avant celle du cours le prouve pour ce second territoire. Quant à la capture de Condé-sur-Escaut, elle est très éloignée de celle de Saint-Christ ou de celle de la région de Namur (LELOUP, 1943), mais elle est plus rapprochée de celle de la région d'Audenarde (LELOUP, 1943) qui se trouve sur l'Escaut en territoire belge, à 60 km. en aval de Condé.

L'extension le long de la côte française correspond à un parcours de 300 km. en neuf années (1937-1946). Les résultats antérieurement observés ont montré que, de 1923 à 1936, l'*Eriocheir* avait parcouru 1.400 km. vers le Nord-Est et 500 km. vers le Sud-Ouest. Les constatations de France confirment la lenteur relative de la descente vers le Sud-Ouest. Les causes n'en sont pas connues : signalons, dans le nord de la France, la présence d'un fort courant côtier remontant vers le Nord-Est. D'autre part, l'extension vers le Nord s'est effectuée dans la Baltique dont la très faible salinité convient probablement à la croissance (normalement effectuée en eau douce), et non dans la mer du Nord. En Extrême-Orient, le Crabe chinois abonde dans un milieu climatique plus proche de celui de la Loire que de celui de l'Elbe.

A l'intérieur des terres, l'extension est limitée en Flandre et dans le Boulonnais (70 km.); elle est plus poussée dans la Somme (150 km.). Un examen plus attentif nous montre à la fois que le Crabe remonte le haut cours des fleuves côtiers de l'ensemble de ces territoires : Yser, Liane, Somme (à part l'Aa et la Lys pollués dans leur cours supérieur), et que le Crabe ne se déplace pas dans les canaux unissant la zone côtière de Flandre à l'arrière-pays. Or, dans les fleuves côtiers cités, le courant de l'eau est appréciable; il manque généralement dans les canaux. D'autre part, entre la zone côtière de Flandre et l'arrière-pays, il n'existe qu'une issue (canal de Neuffossé) difficilement franchissable. Le

manque de courant, les barrages importants et la pollution des eaux se présentent comme des obstacles sérieux à la pénétration du Crabe chinois à l'intérieur du pays.

Pour la capture du bassin de la Seine à Reims, trois voies d'accès sont possibles (Somme, Seine et Meuse); en effet, dans cette région, de nombreux canaux unissent ces fleuves. Alors que la distance de Reims à la mer est respectivement de 500 km. et de 600 km. par ces deux derniers bassins, au lieu de 290 km. par le premier, il est vraisemblable que la voie la plus courte ait été suivie. Il faut cependant signaler d'une part qu'en 1947, l'*Eriocheir* est abondant dans la Meuse jusqu'à Namur (LELOUP, *in litt.*), d'autre part qu'on le capturerait en cette même année dans la Seine aux environs de Rouen. L'existence d'un courant constant dans les fleuves, par lesquels le Crabe a pu pénétrer, peut suffire à expliquer l'éloignement de cette station par rapport au littoral.

L'accroissement de population varie dans les divers réseaux envahis. Dans l'Yser, le Crabe abonde, mais ne semble pas avoir augmenté de densité depuis 1944. Dans l'Aa, fleuve côtier plus important que la portion française de l'Yser, le peuplement s'est accru de 1937 à 1945 pour subir une légère diminution en 1946. Les canaux de la région de Dunkerque sont relativement moins peuplés que l'Yser et l'Aa. Dans le Boulonnais, la phase d'accroissement de population se poursuit : la Liane, la Canche et l'Authie le prouvent. Quant à la Somme, le même phénomène s'opère lentement. La figure 10 met en évidence, à part le cours de la Somme, la quasi-juxtaposition des zones de pénétration et de population massive. L'existence d'un estuaire (de 1 à 3 km. de longueur dans les fleuves côtiers cités), la présence du courant et la densité du réseau hydrographique sont les facteurs physiques qui favorisent le peuplement du Crabe chinois.

CHAPITRE II. — ÉCOLOGIE

L'écologie du Crabe chinois a été principalement étudiée en Allemagne par PETERS (1933, 1938) et en Hollande par KAMPS (1937). Nous exposerons le résultat de recherches personnelles en France de 1938 à 1946; elles ont été effectuées, pour la plupart, dans la zone côtière de Dunkerque à Boulogne, et poursuivies malgré les restrictions apportées à la circulation dans ce secteur de 1940 à 1945. Elles complètent les études antérieures et essaient d'expliquer l'adaptation de ce Crabe à des conditions nouvelles de milieu.

Quelques indications préalables sur le cycle vital de l'*Eriocheir* faciliteront cette étude biologique. L'œuf fixé aux pléopodes de la femelle éclôt en eau plus ou moins salée au printemps; le dernier stade larvaire remonte vers l'eau douce. Les jeunes stades de fond, après un séjour dans la zone qui subit encore l'influence des marées, progressent dans le cours des fleuves et s'y dispersent. Après quelques années de croissance, à l'approche de la maturité sexuelle, les grands Crabes descendent vers la mer en automne. L'accouplement a lieu en eau saumâtre; il est rapidement suivi de la ponte et du départ des femelles vers le large où s'opère l'incubation.

I. — Conditions de vie.

HABITAT

Le Crabe chinois est un animal adapté à la vie aquatique par son mode de respiration branchiale; cependant, il est capable de vivre hors de l'eau de quelques heures à quelques jours, selon le degré d'humidité de l'atmosphère ambiante. C'est ainsi qu'on le rencontre le long des berges (Gravelines), sous le perré (Gravelines, Bèrgues), dans les roseaux (Herzeele). En aquarium, les Crabes séjournent de nombreuses heures dans les anfractuosités des briques creuses disposées à quelques centimètres au-dessus du niveau de l'eau. Au cours de la descente vers la mer, les Crabes quittent facilement le milieu aquatique pour franchir les obstacles (écluses de Dunkerque, de Bergues) ou quitter étangs et mares (Herzeele, Mardyck, Bourbourg, Saint-Pierrebrouck); il n'est pas rare de les voir circuler dans les champs (Loon-Plage, Gravelines). En cas de pollution des eaux, c'est par milliers qu'ils fuient les rivières ou les canaux contaminés (Gravelines, Calais). Hors de l'eau, un *Eriocheir* a été gardé en vie durant 17 jours.

L'*Eriocheir* exige-t-il certaines qualités de l'eau dans laquelle il se trouve? Si, au cours de sa vie, il fréquente tour à tour les eaux marines, saumâtres et douces, la majeure partie de son existence se passe en eau douce. Pourtant, mis à part les stades larvaires, n'importe quel Crabe chinois est durant toute sa vie euryhalin; dans les fossés des fortifications de Gravelines, dont l'eau saumâtre présente de grands écarts de salinité entre le fond et la surface (cf. p. 43), on trouve des *Eriocheir* de dimensions variées durant toute l'année; en aquarium, on peut constater expérimentalement cette adaptation immédiate aux deux milieux extrêmes. Seules les femelles sexuellement mûres ne supportent pas le passage brusque d'eau douce à eau de mer (KAMPS, 1937).

En eau douce, les Crabes s'adaptent aussi bien aux eaux stagnantes (étangs d'Arques, de Watten, marais de Clairmarais) qu'aux eaux courantes (Yser et ses affluents, certains fossés de Flandre), car ils sont aussi nombreux dans ces deux milieux. En captivité, on les garde facilement dans une eau renouvelée tous les deux ou trois jours, à condition que la surface libre soit assez importante pour assurer l'oxygénation (environ 100 cm² par Crabe de 25 mm.) et que la hauteur de l'eau ne dépasse pas 2 à 3 cm. C'est la quantité d'oxygène dissous dans une eau saine, et non pas la présence du courant, qui facilite la vie des Crabes en cours de croissance.

Ils s'adaptent aux eaux claires et limpides (Yser) comme aux eaux troubles chargées d'algues microscopiques (canaux et watergangs de Flandre).

Les eaux polluées leur sont-elles néfastes? A l'automne, les distilleries betteravières putréfient l'eau des canaux en y jetant leurs eaux de lavage. Les poissons crèvent en surface et les Crabes meurent le long des berges ou cherchent à fuir; pris dans ce milieu et mis en aquarium, ils meurent 24 ou 48 heures après (Gravelines 1941, 1942, 1943). A Herzeele, en 1944, deux périodes de rejet des eaux de rouissage artificiel du lin provoquent dans l'Yser deux pollutions successives (3 au 29 juin, 8 au 15 juillet); les poissons flottent en surface. L'*Inspection des Eaux et Forêts* de Valenciennes prélève des échantillons d'eau et les envoie à l'*Institut Pasteur de Lille* qui déclare l'eau chimiquement nocive et impropre à la vie du poisson. Or, dans ces eaux nous n'avons vu que

très rarement les Crabes monter sur les berges et il n'y eut que quelques cadavres de Crabes. Par contre, une nouvelle pollution due à la même cause, au début d'août 1946, entraîne la mort de tous les Crabes dans la nasse de capture. Le tableau VI présente les résultats des analyses effectuées par l'*Institut Pasteur* en 1944 et en 1946. Les chiffres expriment les quantités en milligrammes par litre.

TABLEAU VI

	12 juillet 1944	9 août 1946
Aspect	Limpide, incolore.	Trouble, incolore.
Odeur	Légèrement putride.	Légèrement putride.
Hydrogène sulfuré	Présence.	Néant.
Oxygène absorbé en 4 heures	18,7	38,6
Chlorures (en Cl)	62	72
Ammoniaque	1,6	0,9
Alcalinité (en CO ² Ca)	380	430
Matières en suspension	Traces.	Traces.
Putrescibilité au bleu de méthylène.....	Immédiate.	3 heures.

La différence principale est celle de l'oxygène absorbé en quatre heures qui passe du simple au double. C'est donc l'abondance de substances oxydables dans l'eau qui cause la mort des Crabes. Il y a lieu de remarquer que l'*Eriocheir* résiste à une faible pollution capable de causer la mort des poissons.

Ce Crustacé vit aussi bien dans les eaux peu profondes que dans les eaux profondes. Dans l'Yser, le Crabe se tient dans le haut-bassin sous une hauteur d'eau de 0,05 à 0,10 m. et, près d'Herzeele, les pêcheurs d'Anguille en prennent dans les fonds de 6 à 7 m.

En hiver, les Crabes ne se prennent plus dans les nasses (Bergues, Herzeele, Gravelines) et ne s'aperçoivent plus circulant à fleur d'eau le long des berges; il est probable qu'ils se tiennent dans les eaux profondes ou qu'ils s'envasent. En aquarium, ils sont capables de résister à des températures de 0° C. et même à des températures légèrement inférieures, puisque, durant l'hiver 1942, ceux qui furent pris dans des glaçons retrouvèrent leur activité normale dès que la température s'éleva.

Les crabes vivent aussi facilement dans les cours d'eau à lit sablonneux (haut-bassin de l'Yser) que sur les fonds vaseux (canaux). Ce sont les anfractuosités qu'ils recherchent : à Gravelines, dans les fossés des fortifications, les jeunes séjournent sous les pierres du perré (leur « gargouillement » respiratoire permet de les déceler). Les Crabes creusent également des galeries qui ont déjà fait l'objet des recherches de PETERS (PETERS et PAN-NING, 1933; PETERS, 1938) et de KAMPS (1937); nous avons eu la possibilité d'en observer dans l'Aa, dans l'Yser et dans les canaux de Flandre.

A Gravelines, dans les fossés des fortifications, nous avons examiné ces galeries pour la première fois en décembre 1941 (HOESTLANDT, 1942). Celles des Crabes très jeunes (10 à 20 mm.) s'ouvrent le plus souvent sous les herbes tombantes de la rive, un peu au-dessous du niveau de la marée haute. L'ouverture ovale mesure de 2 à 3 cm. de largeur. Les galeries sont simples ou ramifiées; elles se terminent souvent par une petite chambre; la longueur du creusement ne dépasse pas 0,20 m. Ces galeries sont très nombreuses en certains points (16 en 30 cm² de rive); le même conduit contient souvent plusieurs *Eriocheir*. Les Crabes de taille moyenne (20 à 35 mm.) creusent des galeries plus larges (3 à 5 cm. d'ouverture) et plus longues (20 à 40 cm.); la chambre du fond, plus basse que l'entrée, est couverte d'une argile très molle, due probablement à la présence du Crabe.

A 30 m. de cette station, l'éboulement d'un mur des fortifications avait amoncelé des briques sur la berge et dans l'eau. A marée basse, on ne découvre aucun logement le long de la rive, mais les Crabes se sont installés sous les briques, en creusant légèrement dans la boue épaisse qui les entoure. Cette constatation, à laquelle se joignent d'ailleurs quelques autres observations du même genre, prouve que les Crabes utilisent de préférence des abris naturels.

Dans l'Yser, la forte sécheresse de l'été 1943 entraîne un abaissement anormal du niveau de l'eau, A Herzele les orifices des galeries apparaissent : ils sont disposés en une étroite bande horizontale, à quelques centimètres au-dessous du niveau habituel des basses eaux de l'été. Leur ouverture est semblable à celle de Gravelines, mais le conduit des galeries que l'on parvient à atteindre est desséché et ne contient plus de Crabes; le manque d'humidité peut expliquer l'absence d'animaux. En 1942, à hauteur de la commune de Wormhoudt, un éclairage naturel oblique de la surface d'eau permet d'examiner facilement la partie immergée de la berge; les Crabes pénètrent dans des galeries semblables à celles d'Herzele. Il s'agit donc certainement de logements de Crabes dans les deux cas.

Dans les canaux, à Bergues, la présence de galeries a été signalée antérieurement (HOESTLANDT, 1942). Au printemps de 1944, tous les canaux de la région furent remplis d'eau de mer à un niveau très élevé; en juin 1945, ces mêmes canaux furent presque asséchés; mais comme il a été indiqué au chapitre I (p. 25), on ne vit ni Crabes ni galeries correspondantes dans les divers lieux examinés (Bergues, Dunkerque, Bourbourg).

Sur les rives de l'Elbe, les galeries creusées par l'*Eriocheir* provoquent des chutes de berges (PETERS et PANNING, 1933; PETERS, 1938). En France, à Gravelines, où les galeries sont les plus nombreuses, de tels résultats n'ont jamais été observés entre 1941 et 1946. Dans les fossés des fortifications, les berges sont uniformément et lentement rongées par le mouvement des marées et par le vent. Dans l'Aa, lorsque les Crabes se logent sous les pierres du perré, on peut craindre, de l'avis de M. BOISGONTIER, ingénieur des *Ponts et Chaussées*, un affaissement de la rive dans un avenir plus ou moins lointain, le clapotis de l'eau achevant ce que les *Eriocheir* auront commencé.

NOURRITURE

Dans la nature, l'*Eriocheir* mange les nourritures les plus variées et mord à tous les appâts qu'on lui présente. C'est l'examen du contenu stomacal qui permet de préciser son alimentation habituelle. En Chine, KOLLER (1937) a examiné ce contenu et il conclut que la nourriture est à peu près uniquement constituée par la boue du fond riche en animaux et végétaux. THIEL (1938) ne se range pas à cet avis; il ne croit pas à une différence dans l'alimentation du Crabe entre la Chine et l'Allemagne. De son examen du contenu de l'estomac de 3.000 *Eriocheir*, il conclut que la nourriture est végétale pour un minimum des deux tiers et animale pour le reste. Parmi les végétaux, le Crabe se nourrit de plantes aquatiques : algues filamenteuses, *Potamogeton*, *Elodea*, *Myriophyllum*, *Lemna*, *Fontinalis*. Parmi les animaux, il mange des Vers (*Tubifex*, *Nereis*, et *Arenicola* à l'embouchure de l'Elbe), des Mollusques (*Limnea*, *Paludina*, *Planorbis*), des Crustacés (*Daphnia*, *Gammarus*, *Corophium*, *Leander*, *Crangon*) et des Insectes (*Corixa*, *Notonecta*, *Nepa*, larves de *Corethra* et de *Chironomus*). THIEL ne découvrit jamais de restes d'Amphibiens, très

rarement de Poissons (2,4 % des cas) : c'étaient de jeunes poissons (*Acerina*, *Pleuronectes*) probablement morts sur le fond. L'*Eriochair* est donc un sérieux concurrent du poisson pour la recherche de la nourriture, mais non un prédateur direct.

En France, il n'a pas semblé utile de reprendre en détail ces observations, puisque la flore et la faune sont peu différentes de celles de l'Allemagne. L'examen de l'estomac des captures de l'Yser, des canaux et de l'estuaire de l'Aa, ainsi que des Crabes pris en mer, nous a prouvé la prédominance d'une nourriture végétale. Le Crabe s'alimente principalement du printemps à l'automne, mais l'estomac des adultes pris le long de la côte en hiver est rempli au tiers de matières alimentaires (Algues vertes, Diatomées, petites Polychètes).

En aquarium, on nourrit facilement l'*Eriochair*. Nous avons conservé durant deux années des Crabes qui muèrent plusieurs fois. La nourriture était réduite en minuscules fragments pour les plus petits d'entre eux (Crabes de 5 à 10 mm.); elle comprenait pour tous des algues filamenteuses, des *Elodea* ou *Potamogeton* et des exuvies d'Orthoptères, larves de Chironomes ou Mollusques d'eau douce. Quant aux petits poissons (*Gasterosteus*, civelles, alevins de Truite), le Crabe vit quelques jours au milieu d'eux avant de les manger; il est d'ailleurs très malhabile à saisir de telles proies.

II. — Croissance.

Dans la nature, la période de croissance, ou période de mues, s'échelonne en France entre les mois de mai et d'octobre. En 1943, à Herzelee, on prenait les premières mues le 13 mai et les dernières au milieu d'octobre; en 1944, le 9 octobre, on prenait encore une femelle en étape D4 (les étapes sont classées d'après les descriptions de DRACH, 1939), c'est-à-dire quelques heures avant la mue. Les mues les plus nombreuses se groupent en deux périodes : fin juin ou début de juillet et septembre; les premières correspondent à la première période de chaleur. En Hollande, KAMPS (1937) aboutit à des conclusions semblables. En Allemagne, PETERS et PANNING (1933), puis SCHUBERT (1938) ne découvrent pas de mues avant la fin du mois de mai. Cette différence est probablement en liaison avec une température plus basse en Allemagne au cours du printemps. En aquarium, les conditions sont différentes : la température de l'eau est généralement plus élevée que dans la nature ; c'est pourquoi nous avons observé des mues de la mi-mars à la mi-novembre.

La durée de la vie du Crabe n'est pas exactement connue. PETERS (PETERS et PANNING, 1933), puis PANNING (1938) qui mesura 27.000 Crabes pris dans l'Elbe en 1935 et en 1936, estiment que la maturité sexuelle (Crabes de 55 mm.) est atteinte normalement après cinq années, exceptionnellement après quatre années. L'éclosion ayant lieu au printemps, le Crabe mesure 7 mm. à l'automne et 13 en juillet suivant, puis 25 à la fin de la seconde année et 36-38 après trois années. Ces auteurs croient que deux années sont encore nécessaires pour que soit atteinte la taille de 55 mm. (taille moyenne des Crabes prenant part à la reproduction). En Hollande, OTTO et KAMPS (1935), KAMPS (1937) et OTTO (1938) estiment que la maturité sexuelle est atteinte après une année et demie ou deux années et demie de croissance. A l'automne qui suit l'éclosion, les Crabes mesurent 19,13 mm. et, en novembre de l'année suivante, certains atteindraient 53,7 mm. et participeraient à la reproduction; mais la plupart attendraient encore une année avant la maturité sexuelle.

En France, des captures de l'Aa à Gravelines, et de l'Yser à Herzelee, nous apportent des résultats significatifs. Le tableau VII donne les tailles de 1.252 Crabes capturés. Pour ceux de fin août 1942 et des 15 au 30 octobre 1943, seules les grandes tailles prises à Herzelee ont été mesurées; pour les autres dates, c'est toujours la totalité des captures qui a été examinée. Les jeunes Crabes sont comptés par groupes de 1 mm., les grands par groupes de 2 mm. Le tableau VII est établi dans un ordre chronologique et les graphiques des figures 13 à 15 en donnent les résultats principaux.

TABLEAU VII

Gravelines, 6 décembre 1941, descente :

Taille...	46	48	50	52	54	56	58	60	62	64	66	68	70
Nombre.	2		2		4	3	5	3	6	5	1		1

Total : 32

Gravelines, 12 décembre 1941, jeunes Crabes :

Taille...	4	5	6	17	8	9
Nombre.	3	12	27	13	3	8

Total : 66

Gravelines, 31 décembre 1941, jeunes Crabes :

Taille...	4	5	6	7	8	9
Nombre.	1	9	20	9	3	3

Total : 45

Gravelines, 9 et 22 mai 1942, remontée :

Taille...	46	48	50	52	54	56	58	60	62	64	66	68
Nombre.	1		2	6	3	9	9	11	8	6	1	3

Total : 59

Gravelines, 25 août 1942, jeunes Crabes :

Taille...	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Nombre.	1		1				3	6	3	10	7	9	6	2	6	4	4	2	2

Total : 66

Herzelee, fin août 1942, descente :

Taille...	48	50	52	54	56	58	60	62	64	66	68	70	72	74
Nombre.	1	8	14	23	17	8	16	12	2	2	1	2	1	1

Total : 108

Gravelines, 16 septembre 1942, jeunes Crabes :

Taille...	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Nombre.	1	1				1	2	1		2	5	6	4	2	6	10	5		2	1	1

Total : 50

Herzelee, 17 septembre 1942, descente :

Taille...	42	44	46	48	50	52	54	56	58	60	62	64	66	68	70
Nombre.	2		1	1	1	7	7	5	6	5	5	3	1	1	1

Total : 46

Gravelines, 1^{er} octobre 1942, jeunes Crabes :

Taille...	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Nombre.	1	3	7	5	2	2		2	3		5	5	5	2	3	2	3	2	2	1	2

Total : 57

Gravelines, 12 février 1943, jeunes Crabes :

Taille...	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Nombre.	4	8	7	9	4	2	1	1	1	2	1	1	6	2	2	1		3	

Total : 55

Herzelee, 15 mai 1943, montée des jeunes Crabes :

Taille...	8	9	10	11	12	13	14
Nombre.	2	3	3	4	1	1	2

Total : 16

Herzelee, 2 juin 1943, montée des jeunes Crabes :

Taille...	9	10	11	12	13	14
Nombre.	2	1		2	5	1

Total : 11

Gravelines, 8 juin 1943, jeunes Crabes :

Taille...	7	8	9	10	11	12	13
Nombre.	1	3	9	3	2		2

Total : 20

TABLEAU VII (suite).

Gravelines, 20 octobre 1943, jeunes Crabes :

Taille...	5	6	7	8	9	10
Nombre.	11	9	11	12	2	1

Total : 46

Herzelee, 15 au 26 octobre 1943, descente :

Taille...	40	42	44	46	48	50	52	54	56	58	60	62	64	66	68	70	72
Nombre.	3	7	14	7	12	21	10	2	2	4	2		2		2	1	1

Total : 90

Gravelines, 28 octobre 1943, jeunes Crabes :

Taille...	4	5	6	7	8	9	10	11
Nombre.	1	11	3	17	4	4	2	6

Total : 48

Herzelee, du 20 au 29 juillet 1944 :

Taille...	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	44	46	48	50	52	54
Nombre.	1	4	7	4	8	16	6	18	16	27	43	38	50	53	26	21	17	3	4

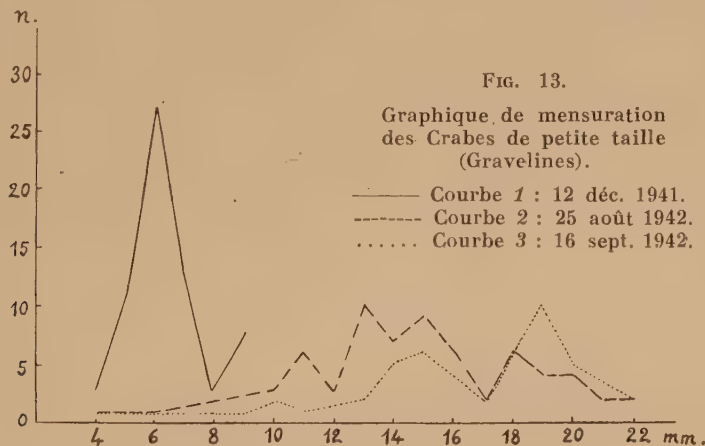
Total : 362

Herzelee, 30 octobre 1944 :

Taille...	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	44	46	48	50	52
Nombre.	2	4	10	9	12	6	10	7	7	2	2			3		1	1

Total : 76

Les trois courbes de la figure 13 montrent trois tailles successives : 6 mm., 13-16 mm., 15-19 mm. Ces tailles correspondent à des captures de Gravelines des mois de décembre, puis d'août et de septembre. Comme l'éclosion a lieu en mai, les Crabes mesurent donc 6 mm. après six mois de vie et 15-19 mm. après une année et demie. Les Crabes mon-

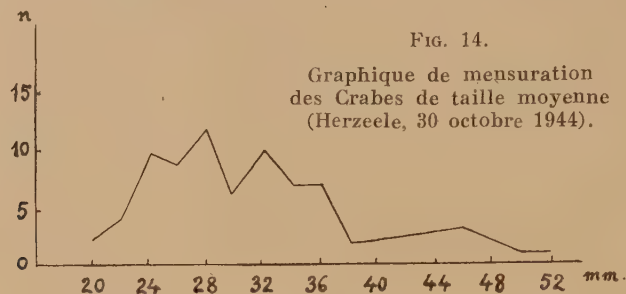


tants pris à Herzelee en mai, mesurant 9-11 mm. (tableau VII), sont par conséquent âgés d'une année.

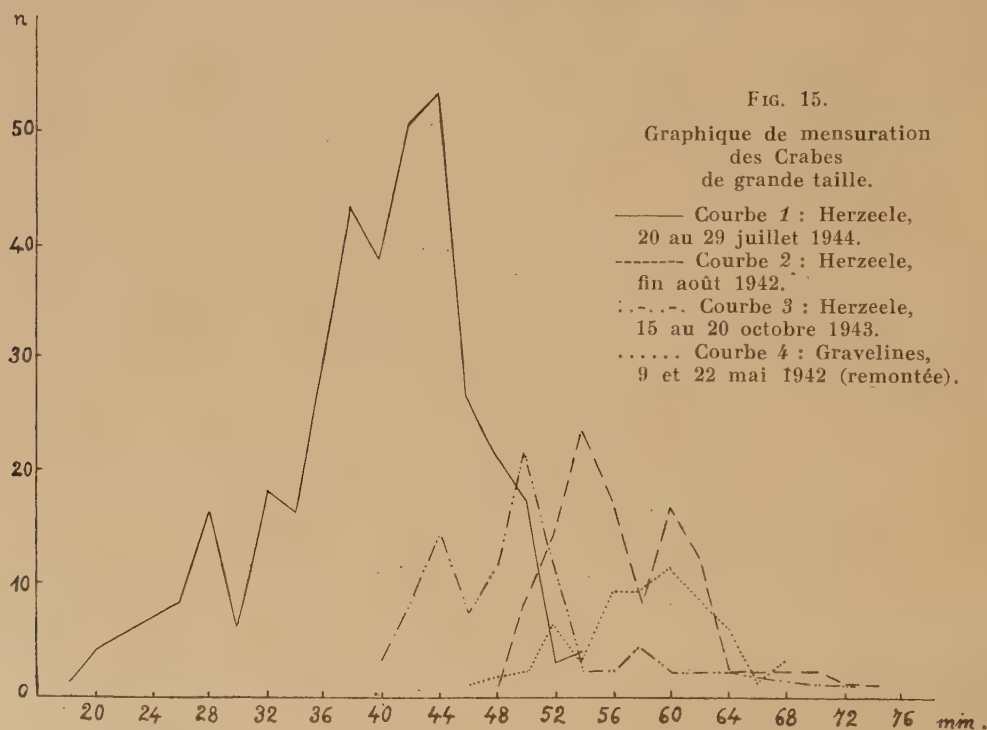
Il est difficile de préciser l'âge des Crabes plus grands. Ceux qui mesurent 28 mm. en octobre, à Herzelee (fig. 14), ont-ils une année et demie ou deux années et demie ? Si on les compare aux Crabes pris à Gravelines vers la même époque (fig. 13, courbe 3), la seconde hypothèse est la seule acceptable. Dans ce cas, les Crabes de 42 mm., pris à Herzelee en juillet (fig. 15, courbe 1), seraient âgés de trois années; après une dernière mue au cours de l'été ou au début de l'automne, ils seraient aptes à la reproduction.

En comparant les courbes 2 et 3 de la figure 15, on remarque la différence des tailles moyennes pour les Crabes descendants recueillis à Herzelee à une année d'in-

tervalle, ce qui est d'autant plus étonnant que les plus grands d'entre eux (54-60 mm.) (courbe 2) sont pris en août, et que les plus petits (44-50) sont pris en octobre. On remarque de façon générale que les Crabes descendants pris en 1942 et en 1946 sont plus grands que ceux pris en 1943, en 1944 et en 1945. Ceci semble prouver l'influence des



conditions extérieures sur la croissance : une génération qui n'atteint pas 44-50 mm. à l'automne, mais seulement 40-44, ne participerait pas à la descente vers la mer à l'automne de cette même année mais seulement de l'année suivante, soit après quatre années et demie de vie. Les Crabes adultes pris à Gravelines au cours de la remontée



vers l'eau douce au printemps (fig. 15, courbe 4) sont de la même taille que ceux pris en août à Herzeele. Quant aux Crabes de 70 et de 80 mm., on peut estimer leur âge respectivement à cinq années et demie et à six années et demie, car il est probable que ces grands Crabes ne muent qu'une seule fois par an.

Les observations d'aquarium ne peuvent nous renseigner sur la durée de la vie d'un

Crabe, mais nous croyons utile de citer un cas de croissance rapide d'un exemplaire auquel il manquait un pédoncule oculaire [ce qui influe sans doute sur la rapidité des mues (PANOUSE, 1946), malgré la présence de l'autre pédoncule oculaire normal]. Ce Crabe mâle mesure 5,5 mm. le 31 décembre 1941; il atteint 20 mm. le 18 octobre 1942, après avoir mué sept fois et 37 mm. le 3 novembre 1943, après quatre nouvelles mues. Cette dernière mue donne naissance à un adulte dont la dissection montre la maturité des organes génitaux.

Nos vues se rapprochent de celles de PANNING; les conditions climatiques différentes (température principalement) entre l'Elbe et nos fleuves côtiers de Flandre peuvent suffire à expliquer une croissance plus rapide en France. Nous nous écartons plus des vues de KAMPS, car, d'une part, les observations de PANNING et les nôtres prouvent que des Crabes de 19,13 mm. ne sont pas âgés de six mois, mais d'une année et demie, et, d'autre part, il est pratiquement impossible d'admettre que des *Eriocheir* mesurant 34 mm. en fin juillet atteignent 54 mm. en fin septembre de la même année (les observations dans l'Yser et en aquarium s'opposent à l'existence des trois mues nécessaires à cette croissance en deux mois). Si l'on corrige en conséquence le tableau de KAMPS, on atteint la durée de vie qui nous semble vraisemblable. Le tableau VIII résume les hypothèses de PANNING et de KAMPS auxquelles nous joignons les nôtres (nous supposons que l'éclosion a lieu en mai).

TABLEAU VIII

Age des Crabes	Taille des Crabes		
	PANNING	HOESTLANDT	KAMPS
Novembre, 0	7	6-7	19,13
Juillet, 1	13	12-14	33
Novembre, 1	16-20	18-20	54
Juillet, 2	25	28	
Juillet, 3	36-38	42-44	
Novembre, 3		50	
Juillet, 4	45		
Juillet, 5	56		

III. — Migrations collectives.

MONTÉE DES JEUNES

On connaît mal les déplacements des stades larvaires : les œufs éclosent en eau plus ou moins salée et les Mégaloopes montent vers l'eau douce. En Allemagne, au cours de longues et patientes recherches, on trouva six zoés (HINRICHS et GRELL, 1937) et une ou deux centaines de Mégaloopes (PANNING, 1939); celles-ci furent prises entre Cuxhaven et Hambourg, sous les pierres, à marée basse, ou par pêches planctoniques durant le flux, du début de juillet à la mi-août (PANNING, 1939). En Hollande, l'unique capture de Mégaloope date du 3 juillet 1935 et se situe dans la mer de Lauwers (KAMPS, 1937). En France, nous avons recherché ces stades entre 1941 et 1946, de mai à octobre, soit dans les fossés des fortifications de Gravelines, soit dans l'estuaire de l'Aa à marée basse, sous les pierres et durant la marée montante, au filet planctonique de fond et de surface,

soit à un ou deux milles au large de l'embouchure de l'Aa. Il n'a été relevé que des zoés de *Carcinus*, de *Portunus*,... et des milliers de Mégalopes de *Carcinus*. Comme l'*Eriochelone* est beaucoup moins abondant dans l'Aa que dans l'Elbe, il n'est pas étonnant que la capture des larves se révèle très difficile.

Dans l'Elbe, les premiers « stades de fond » s'immobilisent, pendant une année, dans la zone d'eau douce qui subit l'action du flux et du reflux (PANNING, *in litt.*); en Hollande, ces stades n'ont jamais été observés; en France, nous les avons découverts dans l'Aa dès 1941. Dans les fossés des fortifications, on en prend facilement par pêche au filet fin à marée haute, le long des berges, sous 5 à 20 cm. d'eau, mais très difficilement au fond (1,80 m.). La salinité en surface est très faible (1,17 à 5,93 pour 1.000), elle est beaucoup plus forte au fond (24 pour 1.000). Dans l'estuaire et dans le port remplis d'eau fortement salée en dehors des « tirages à la mer » (1), nous n'en avons jamais pris le long des berges ou sous les pierres découvertes à marée basse. En amont du port, jusqu'au pont de la voie ferrée, l'absence de flux gêne la recherche; mais la forte pollution, du 28 octobre au 3 novembre 1943, amène à fleur d'eau, le long des berges, des milliers de ces jeunes dont les plus petits mesurent 4 mm. Des recherches à 1 et 2 km. en amont, durant cette même période de pollution, ne nous fournissent pas de Crabes inférieurs à 12-15 mm. Les jeunes stades de fond se limitent donc à la zone de rencontre des eaux douces et saumâtres.

En Flandre, ces jeunes Crabes se déplacent dès le début du printemps, c'est-à-dire huit mois après l'éclosion. S'il en reste durant toute l'année dans les fossés des fortifications de Gravelines, ils n'y sont très nombreux qu'à la fin de l'automne ou au cours de l'hiver, ce qui prouve leur migration rapide. D'autre part, on les voit franchir les écluses amont des fossés des fortifications dès la fin mars, et on prend à Herzelee des Crabes montants de 8 à 10 mm. dès le mois de mai. Pourquoi certains jeunes ne quittent-ils pas Gravelines ? Est-ce la recherche de nourriture qui les disperse, car ces zones saumâtres sont pauvres en aliments ? Il semble que ce soit plutôt la présence du courant et la recherche de l'eau douce qui causent les déplacements vers l'amont.

En Allemagne, les Crabes en cours de croissance passent l'hiver dans les eaux profondes et remontent les courants au printemps. A Gravelines, à la fin de février 1942 et en mars 1944, des Crabes de 15 à 35 mm. franchissent les écluses amont des fortifications. A Herzelee, c'est à partir de mai que le barrage arrête des Crabes se dirigeant vers l'amont; mais il est difficile de préciser cette montée beaucoup moins importante que la descente des adultes à l'automne; elle se confond partiellement avec les simples mouvements de Crabes sur le fond (en juillet 1944, on prend de nombreux Crabes en l'absence totale de courant).

DESCENTE DES ADULTES

Dans l'Elbe, la descente des adultes s'échelonne entre les mois d'août et d'octobre (PETERS et PANNING, 1933). Dans le domaine Frise-Groningue, elle se place, entre les mois de septembre et de novembre, durant la période d'évacuation des eaux de pluie qui créent le courant nécessaire à ces mouvements (KAMPS, 1937).

(1) On appelle « tirage à la mer » l'évacuation rapide des eaux qui séjournent après les pluies sur les basses terres de l'arrière-pays.

En Flandre, les déplacements vers l'aval sont commandés par le courant et par conséquent par les périodes de pluies abondantes. Il est facile de le constater à Herzele, au début du mouvement de descente, et à Gravelines à la fin de cette période.

Dans l'Yser, en 1941, les premières pluies importantes de la fin de l'été datent des 23 et 24 août, et les premières descentes massives ont lieu du 24 au 26 août; en 1942, premières pluies en fin août et durant le mois de septembre, premières descentes au début de septembre; en 1943, premières pluies le 20 septembre, puis, à partir du 24 septembre, passages le 22 septembre, puis à partir du 27 septembre; en 1944, premières pluies au début de septembre et fortes pluies à la fin du même mois, captures nombreuses en fin septembre; en 1945, fortes pluies dès le 9 août et captures nombreuses dès le 11 août; en 1946, pluies du 14 au 19 août, puis du 7 au 12 septembre, passages du 19 au 21 août, puis du 12 au 19 septembre. Que les premières pluies aient lieu au début d'août ou à la fin de septembre, le Crabe descend dès que l'intensité du courant atteint un certain seuil. La fin de la descente s'achève toujours en octobre.

A Gravelines, nous avons déjà signalé (HOESTLANDT, 1940) la liaison entre les « tirages à la mer » et l'arrivée des Crabes chinois dans ce secteur. Les observations nouvelles confirment ces premiers résultats. De 1940 à 1943, ces « tirages » sont retardés pour maintenir un niveau d'eau élevé dans l'arrière-pays, et les descentes d'*Eriocheir* en sont influencées. En 1940, dans l'extrémité aval du cours canalisé de l'Aa, on prend des Crabes en fin octobre et au début de novembre; les 19 et 20 novembre, des pêches de fond à l'extrémité aval du chenal en ramènent encore. En 1941, on les prend dès octobre dans le cours canalisé, ils sont encore très nombreux en décembre dans les fossés des fortifications. En 1942, l'apparition a lieu dès octobre, ils sont très nombreux au début de novembre, puis disparaissent. En 1943, ils apparaissent en fin octobre, sont très nombreux durant les premiers jours de novembre et, le 11 novembre, il n'y en a plus trace. En 1944, les « tirages » quotidiens pour l'évacuation de l'eau séjournant sur les terres inondées commencent le 7 septembre; dès qu'il est permis de se rendre sur place, le 3 novembre, les *Eriocheir* sont rares et ils disparaissent peu après; les éclusiers ne remarquent pas, comme les années précédentes, leur passage, ce qui s'explique par l'ouverture des écluses à chaque marée basse. En 1945, le Crabe arrive au début d'octobre, il abonde au milieu du mois et disparaît vers le 13 novembre. En 1946, on le prend du début d'octobre à la mi-novembre, et c'est durant la semaine du 4 au 10 novembre qu'il est le plus abondant.

L'arrivée à Gravelines est donc plus tardive que le passage à Herzele. La cause la plus vraisemblable tient au régime des eaux. L'Yser à Herzele n'est pas canalisé et les premières pluies causent immédiatement un courant appréciable; l'Aa est canalisé d'Arques à Gravelines, et il faut attendre les gros « tirages à la mer » pour que les Crabes réagissent au courant. A Gravelines, dans la zone d'eau saumâtre (extrémité aval de l'Aa canalisé ou fossés des fortifications), les Crabes semblent séjourner quelque temps; c'est peut-être nécessaire à la maturation. Si la durée des tirages est assez longue (1945), le Crabe séjourne peu de temps; si l'intervalle des tirages est prolongé, le Crabe séjourne plus longtemps (1941).

Dans les canaux parallèles à la mer ou proches de celle-ci, on trouve des femelles porteuses d'œufs (HOESTLANDT, 1940); l'absence de courant les désoriente et le retour en eau douce provoque toujours la mort des œufs.

Durant cette descente, dans l'Elbe, les mâles précèdent les femelles (PETERS et PANNING, 1933). Ceci ne se vérifie pas en Flandre française.

A Herzelee, en 1941, le nombre des femelles dépasse légèrement celui des mâles :

17 au 31 août	48 mâles.	54 femelles.
1 ^{er} au 30 septembre	131 »	176 »
1 ^{er} au 11 octobre	128 »	207 »

En 1942, les mâles sont légèrement plus nombreux (sauf le 17 septembre) :

15 au 22 août	35 mâles.	30 femelles.
23 au 31 »	68 »	64 »
1 ^{er} au 5 septembre	47 »	30 »
17 »	16 »	29 »

En 1944, les chiffres sont peu différents :

23 au 25 août	90 mâles.	92 femelles.
3 et 4 octobre	104 »	139 »

A Gravelines, dès l'apparition massive des Crabes, on prend autant de mâles que de femelles.

Cette divergence entre nos cours d'eau et l'Elbe s'explique par l'absence de courant régulier en Flandre; dès que le courant est assez intense pour provoquer une réaction, tous les animaux proches de la maturité en subissent l'influence et descendent vers la mer. Par contre, le développement sexuel, vraisemblablement plus hâtif chez les mâles, provoque une migration plus rapide de ceux-ci dans des eaux à courant fort et constant, comme c'est le cas dans l'Elbe.

Chez de nombreux Crabes, il existe une mue spéciale qui précède l'accouplement et que PÉREZ (1928) a appelée « mue de puberté »; elle donne naissance à un « adulte » différent des stades antérieurs par certains caractères sexuels externes. Cette mue est suivie immédiatement de l'accouplement chez la plupart des Brachyours. Nous avons brièvement caractérisé le type « adulte » chez l'*Eriocheir* (cf. p. 21); tous les Crabes descendant pris à Gravelines en eau saumâtre sont adultes, la plupart au stade C4, quelques-uns en C3 ou C2. Ce n'est donc pas en eau saumâtre que se produit cette mue.

A Herzelee, l'excellent état du barrage en 1944 a permis de suivre facilement les captures de Crabes durant la descente et même avant celle-ci en l'absence de tout courant. Le tableau III (p. 22) nous montre qu'avant les pluies, les adultes se trouvent déjà sur le fond, mais en petit nombre. Ils y deviennent plus abondants à partir du 15 août; ils sont encore très nombreux au début d'octobre pour devenir plus rares à partir du 10 octobre. La plupart des adultes qui descendent sont à l'étape C1 ou C2. Les grands Crabes non adultes qui passent en septembre sont souvent à l'étape D (parfois D4).

On peut conclure que le stade adulte est atteint en eau douce entre les mois de juillet et d'octobre, avant le début de la descente vers la mer ou au cours de celle-ci. Ce stade adulte n'ayant pas été remarqué par les auteurs allemands ou hollandais, il ne peut donc pas y avoir de terme de comparaison avec les observations de France.

La dimension moyenne des Crabes participant à la reproduction a été donnée dans le tableau VII (p. 32), mais les tailles adultes extrêmes n'ont pas été signalées. Pour PETERS (PETERS et PANNING, 1933), les plus petites tailles de Crabes participant à la reproduction sont de 38 mm. de longueur (soit 43 mm. de largeur) pour les mâles et de 40 mm. de longueur (soit 46 mm. de largeur) pour les femelles. KAMPS (1937) note des tailles légèrement plus faibles (40 mm. de largeur pour les mâles et 38 pour les femelles). A Gravelines, nous capturons en 1945 des exemplaires adultes nettement plus petits : un mâle de 32 mm. de largeur et une femelle avec sa ponte de 31,5 mm. Ces constatations sont

trop rares pour militer en faveur d'une facilité plus grande de développement du Crabe chinois en France.



FIG. 16. — Appareil installé dans l'Yser pour l'étude du rhéotropisme. Vue de face.



FIG. 17. — Appareil installé dans l'Yser pour l'étude du rhéotropisme. Vue de 3/4.
A droite, la portion située hors du courant; à gauche, l'une des nasses.

Les tailles les plus grandes ne sont pas différentes dans les trois principaux pays d'invasion. A Gravelines, nous avons pris un mâle de 86 mm. et des femelles de 75 mm.

Des expériences sur la vitesse de descente des Crabes chinois ont été réalisées dans l'Elbe et en Hollande; nous avons effectué un essai dans l'Yser (HOESTLANDT, 1942), mais ce cours d'eau n'est pas assez important pour se prêter à de telles expériences. C'est pourquoi nous avons entrepris de nouvelles recherches sur le rhéotropisme de l'*Eriocheir*.

En aquarium, au printemps, lorsque de jeunes Crabes perçoivent un courant intense, ils cherchent à remonter ce courant si celui-ci n'est pas trop violent.

Dans l'Yser, en 1944 (fig. 16 et 17), il est aménagé un appareil en forme de couloir de 6 m. de longueur sur 0,50 m. de largeur; les parois de 0,50 m. de hauteur sont constituées par des plaques de zinc sur lesquelles les Crabes ne peuvent grimper. Aux extrémités, les nasses grillagées, couvertes elles-mêmes d'une tôle de zinc, recueillent les Crabes sans nuire au courant de l'eau. A mi-longueur de ce couloir, l'un des côtés est interrompu sur 1,50 m. et s'ouvre sur une surface semi-circulaire convexe vers l'extérieur, mesurant 0,75 m. de rayon, et limitée par un mur de zinc. On dépose les Crabes dans ce bassin couvert d'eau comme le couloir, mais privé de courant; ainsi les animaux peuvent réagir librement lorsqu'ils arrivent en présence du courant. Cet appareil exige une assez grande surface plane et un niveau d'eau ne dépassant pas 0,20 à 0,30 m. C'est pourquoi le dispositif est installé près de la berge dans un courant moins rapide qu'au centre du lit. Les essais ont lieu du 20 au 22 juillet, puis du 2 au 4 octobre. Il passe dans cet appareil environ 1.000 m³ par 24 heures en juillet, 2.000 les 2 et 3 octobre, et 8.000 durant la nuit du 3 au 4 octobre. Ces débits sont calculés à l'aide de solutions de fuchsine versée en amont du couloir; connaissant la longueur de l'installation, sa largeur et la hauteur d'eau, il est facile de calculer le débit d'après la durée du passage de la solution de fuchsine. Les Crabes capturés l'après-midi au barrage sont déposés le soir dans l'installation et les nasses sont relevées le lendemain matin. Tous les animaux d'octobre sont adultes. Les résultats sont consignés dans le tableau IX.

TABLEAU IX

Dates	Crabes en expérience		Nasse amont		Nasse aval	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
20-21 juillet	25	+ 25	10	+ 13 = 23	14	+ 11 = 25
21-22 »	30	+ 30	11	+ 15 = 26	14	+ 15 = 29
2- 3 octobre	30	+ 50	14	+ 20 = 34	14	+ 28 = 42
3- 4 »	25	+ 25	2	+ 7 = 9	14	+ 21 = 35

En juillet, ce n'est pas encore la période de descente et les Crabes sont probablement insensibles au courant. En octobre, les résultats du 2 au 3 octobre sont significatifs; le courant est trop faible pour avoir une action décisive sur l'orientation des *Eriocheir*. Du 3 au 4 octobre, l'eau monte à 0,35 m. et des Crabes pénètrent de l'extérieur vers le couloir, comme le prouve le nombre des femelles prises dans les nasses. Malgré cette cause d'erreur, les résultats sont en faveur de l'action du courant. L'eau continuant à monter, toute expérience devient impossible. Une telle installation exige des conditions difficiles à remplir (débit suffisant sans crue); il n'a pas été possible de reprendre ces essais qui fournissent déjà une première preuve expérimentale de l'influence d'un courant assez important sur la descente de l'*Eriocheir* vers la mer.

REMONTÉE DES ADULTES

PANNING émit successivement deux opinions différentes; il prétendit d'abord que tous les Crabes mouraient après le frai (PETERS et PANNING, 1933), puis il admit qu'un petit nombre remontait probablement vers les eaux douces pour participer à l'activité reproductrice de l'année suivante (PANNING, 1938). KAMPS avait déjà donné cette hypothèse en 1937.

En France, on trouve au printemps des *Eriocheir* adultes morts le long de la côte gravelinoise ou boulonnaise et dans le chenal de l'Aa, mais ce n'est jamais en nombre comparable à celui des descentes vers la mer de l'automne précédent.

A Gravelines, le dispositif de l'écluse de chasse a exceptionnellement favorisé l'étude de ce problème de la remontée. Ces écluses sont disposées dans l'axe du chenal, à 2 km. de la mer (fig. 12). L'avant-radier aval de ces écluses est prolongé par un fond pavé de 80 m. de longueur sur 20 m. de largeur. Ce fond serait à découvert à marée basse si l'eau des fossés des fortifications, s'infiltrant entre le bajoyer et les vantaux, ne maintenait un courant d'eau de 0,20 à 0,40 m. de hauteur. Cette eau est plus ou moins saumâtre selon les tirages; les 9 et 11 mai 1942, elle contient 2,39 et 8,91 gr. de chlorures par litre. Enfin, l'observation de ce fond pavé est très facile, soit du pont ou de la passerelle qui se trouvent à ses extrémités, soit plus simplement en y descendant.

C'est le 26 juin 1941 que des *Eriocheir*, se dirigeant vers l'amont (7 mâles et 3 femelles), sont vus pour la première fois, et le 5 septembre 3 femelles sont encore prises. Au cours des années suivantes, les Crabes s'y prennent entre avril et septembre, avec un maximum en mai. C'est en 1946 que nous avons noté la remontée la plus importante (cf. chapitre I, p. 25).

Quelques Crabes sont totalement couverts de balanes et d'algues, et leurs mouvements en sont gênés. Quelques autres sont peu vivaces en fin de saison. Beaucoup sont vigoureux, mais présentent des blessures plus ou moins envenimées sur les pinces et sur les pattes. Ces blessures remontent à la période reproductrice (lutte des Crabes entre eux), comme nous l'avons remarqué chez les Crabes pris dans l'extrémité aval de l'Aa canalisé, dans le port, dans le chenal et à la côte en hiver; les Crabes descendants capturés à Herzeele ne présentent jamais ces blessures. Il est possible que le sang perdu par ces plaies soit l'une des causes de la mortalité des adultes après le frai ou de l'affaiblissement des Crabes qui ne seront plus capables de muer. L'état des glandes génitales des adultes qui remontent vers l'eau douce sera étudié au chapitre IV. Nous pouvons dès maintenant affirmer qu'un grand nombre de Crabes, qui remontent au printemps, participent vraisemblablement à la période reproductrice suivante.

Nous avons signalé que la remontée ne s'effectue pas à grande distance, puisqu'à Herzeele les adultes montants sont excessivement rares: 2 captures au printemps de 1946, une autre proche de la mue (D4), le 2 septembre de la même année.

IV. — Reproduction.

Nous nous limitons dans ce paragraphe à l'aspect biologique; les questions d'anatomie externe ou interne seront traitées aux chapitres III et IV.

ACCOUPLEMENT

Dans l'Elbe, l'accouplement a lieu du 20 octobre à la mi-décembre, entre Brunsbüttel et Cuxhaven, dans des eaux dont la salinité varie de 5,6 à 24 pour 1.000 (PETERS et PANNING, 1933). Dans la Hollande du Nord, KAMPS (1937) estime qu'il a lieu aux environs des écluses sur mer, dans une eau saumâtre à salinité d'environ 15 pour 1.000.

En France, c'est à Gravelines que nous avons étudié la reproduction du Crabe chinois. En 1940 et en 1941, la plupart des femelles prises en amont du port ne portent pas d'œufs, certaines de celles qui sont capturées dans le port et toutes celles prises dans la partie aval du chenal ont pondu. Au début de décembre, dans les fossés des fortifications, les Crabes se frottent les uns les autres avec leurs pinces et on voit des mâles maintenir une femelle à l'aide de leurs pinces. En 1945, dès la mi-octobre, les Crabes sont nombreux en amont du port, mais les mâles ne recherchent pas les femelles et le réceptacle séminal examiné chez 18 femelles ne contient pas de sperme. Les derniers jours du mois, les mâles recherchent les femelles et les maintiennent énergiquement avec leurs pinces; le réceptacle séminal de certaines femelles contient du sperme. Le 31 octobre, une pêche de fond (3,50 m.) à 200 m. en amont des écluses du port, ramène un mâle maintenant une femelle (en étape C3 ou C4); un des deux orifices sexuels de celle-ci est couvert d'une masse gélatineuse blanchâtre. L'examen interne révèle dans le réceptacle séminal correspondant la présence d'un sperme non mélangé au liquide hyalin sécrété par la femelle. L'accouplement a donc eu lieu peu auparavant. En cette même année, le 3 novembre, nous voyons sur le fond pavé de l'écluse de chasse des mâles immobiles placés dans le courant, mais aucune femelle ne passe. Dans l'Aa, la zone principale d'accouplement se limite donc à l'extrémité aval du cours canalisé, ainsi qu'aux fossés des fortifications, et la période d'accouplement peut s'étendre de mi-octobre à mi-décembre, mais s'arrête habituellement à la mi-novembre. Il y a lieu d'ajouter que, le 3 mai 1946, nous avons observé sur le fond pavé de l'écluse de chasse des mâles maintenant des femelles à l'aide de leurs pinces. Un nouvel accouplement aurait-il parfois lieu au printemps en eau saumâtre ? C'est possible, mais certainement rare.

La salinité varie beaucoup dans ce territoire d'accouplement de l'Aa, selon la fréquence et l'importance des « tirages à la mer ». En amont du port, la profondeur d'eau est de 4,50 m.; 300 m. plus haut, elle passe à 3,75 m.; mais, à 200 m. en amont des écluses du port et à la rencontre des eaux de la rivière d'Oye et de l'Aa, il y a une fosse profonde de 10,50 m.

Le tableau X donne la liste des dosages réalisés à diverses époques, dans la zone de reproduction de l'*Eriocheir* (cf. fig. 12). Pour les prélèvements au fond, on emploie une bouteille vide d'un litre, à goulot étroit, et l'on prend soin de ne la déboucher qu'au fond. Ces dosages, effectués selon la méthode au nitrate d'argent, donnent des résultats satis-

faisants et les chiffres obtenus correspondent au poids (en grammes) de chlorures par litre d'eau examinée.

TABLEAU X

I. Chenal (partie aval) :			
	1-11-44	Surface	Marée haute : 30,27
	1-11-44	»	» basse : 5,70
II. Ecluse aval du port (côté aval) :			
Faible tirage	12-11-45	Surface	Marée haute : 0,30
» »	12-11-45	Fond	» » 28,50
III. Ecluse amont du port (côté amont) :			
Faible tirage	12-11-45	Surface	Marée haute : 0,15
» »	12-11-45	Fond	» » 15,20
» »	12-11-45	Surface	Marée basse : 0,15
» »	12-11-45	Fond	» » 0,30
IV. Fosse de 10,50 m. :			
Faible tirage	12-11-45	Fond	Marée basse : 27
Fort tirage	13-11-45	Surface	» » 0,10
» »	13-11-45	Fond	» » 11,75
V. 200 m. en amont du port :			
Faible tirage	12-11-45	Surface	Marée basse : 0
» »	12-11-45	Fond	» » 0,12
VI. Pont du chemin de fer (300 m. en amont du port) :			
Faible tirage	12-11-45	Fond	Marée basse : 0,10
VII. Avant-radier de l'écluse de chasse :			
	9- 5-42	Fond	Marée basse : 2,39
	11- 5-42	»	» » 8,92
VIII. Fossés des fortifications :			
	12-11-45	Surface	Marée basse : 0,10
	13-11-42	»	» » 0,60
	18-12-42	»	» » 6,08
	8- 6-43	Fond	» » 24,10

Dans les zones d'accouplement, la salinité atteint donc 15 à 27 pour 1.000, dans la période des faibles tirages. Elle est légèrement supérieure à celle de l'Elbe et confirme les conclusions des recherches expérimentales de PETERS (1938). Durant les forts tirages, seule la fosse de 10,50 m. possède une salinité supérieure à 10 pour 1.000.

On ignore le rôle exact de cette salinité dans la reproduction. KAMPS (1937) croyait que la brusque transformation des spermatides exigeait une eau de salinité supérieure à 8 pour 1.000. Mais il n'y a aucun contact entre le sperme et l'eau ambiante, puisque, lors de l'accouplement, le sperme est envoyé dans les réceptacles séminaux par l'intermédiaire du canal du premier pléopode mâle. Quant à l'éclatement auquel songe KAMPS et qui est celui des spermatozoïdes, il ne se produit pas en eau de mer, mais en eau douce, comme nous l'exposerons au chapitre IV.

Chez la plupart des Crabes, l'accouplement succède immédiatement à une mue; chez l'*Eriocheir sinensis*, l'accouplement se produit aux stades C3 ou C4, c'est-à-dire dans la période de l'intermue. La mue qui précède la reproduction se produit en eau douce durant la fin de l'été ou au début de l'automne (cf. chapitre II, p. 38).

PONTE

Dans l'Elbe, la ponte a lieu soit dans le territoire d'accouplement, soit plus fréquemment en aval de Cuxhaven; les femelles chargées de leurs œufs se tiennent ensuite entre Cuxhaven et le Bateau-feu I, c'est-à-dire jusqu'à 30 km. au large (PETERS et PANNING,

1933). En Hollande, les femelles porteuses d'œufs atteignent les îles frisonnes (Ameland et Schiermonnikoog), à 10 km. au large de la mer de Lauwers (KAMPS, 1937).

En France, dans l'Aa, on ne trouve que rarement des femelles avec leurs œufs dans le territoire d'accouplement. Elles sont plus fréquentes dans le port (pêche à l'aide d'un petit chalut de fond). Dans les fossés des fortifications, elles sont rares. C'est dans le chenal, qu'en novembre, toutes les femelles d'*Eriocheir* sont porteuses de leurs œufs, comme nous l'avons constaté plusieurs fois (fig. 18). La ponte s'effectue donc dans le port ou la partie amont du chenal; elle est suivie du départ vers la mer où, durant l'hiver, on prend ces Crabes entre la côte et trois à quatre milles au large. Les mâles suivent les



FIG. 18. — Femelle porteuse d'œufs (chenal de Gravelines, novembre 1946).

femelles dans leur mouvement de descente et se prennent également dans le chenal ou au large.

Dans le port, la salinité au fond varie selon les « tirages » de 0,30 à 28,5 gr. de chlorures par litre (cf. tableau X) et peut être plus encore. Dans le chenal à marée haute, la salinité au fond varie également (11,75 pour 1.000 en amont lors des tirages; 30 pour 1.000 en aval). D'après les recherches de PETERS (1938), l'agglutination des œufs aux pléopodes ne se réaliserait parfaitement que dans une eau de salinité égale à 26 pour 1.000. Ces conditions sont réalisées dans le port de Gravelines et dans le chenal en dehors des périodes de « tirages à la mer ». Il n'est pas étonnant que, par manque de courant, des femelles ayant pondu dans le port rejoignent les eaux douces (cf. p. 37) si les écluses amont sont ouvertes; il en est de même si la ponte s'est effectuée dans la fosse située à 200 m. devant les écluses amont du port.

Les œufs sont petits (0,37 mm.) et très nombreux. PETERS (PETERS et PANNING, 1933) a calculé que la ponte d'une femelle de 47 mm. de longueur (soit 52 mm. de largeur) atteint 270.000 œufs, et celle d'une femelle de 65 mm. de longueur (soit 73 mm.

de largeur), 920.000 œufs. Cette masse d'œufs provient-elle d'une ou de plusieurs pontes? PETERS, qui rejetait l'idée de la pluralité de ponte en 1933, l'observa en aquarium en 1937. En France, dans les captures de remontée à l'écluse de chasse de Gravelines, on prend souvent des femelles porteuses d'œufs vivants et de restes de coques d'œufs déjà éclos fixés aux mêmes pléopodes, ou des femelles porteuses d'œufs en début de développement et d'œufs proches de l'éclosion; le 9 mai 1942, nous avons pris une femelle porteuse de ces trois stades simultanément. Une seconde ponte est donc fréquente et une troisième est possible, ce qui ne semble pas avoir été signalé chez d'autres Brachyours. L'examen des ovaires (chap. IV) confirmera cette hypothèse, car, après la ponte qui suit l'accouplement, beaucoup de femelles gardent un ovaire violacé encore volumineux et rempli d'ovules ayant tous les caractères apparents des ovules mûrs. Au printemps, parmi les femelles remontant vers les eaux douces, certaines ne portent pas de ponte; leurs ovaires sont très volumineux et violacés; l'accouplement a eu lieu puisque les réceptacles séminaux sont remplis de spermatozoïdes vivants. On ignore la cause de cette absence de ponte. Chez les femelles prises dans la région gravelinoise, entre novembre et août, le réceptacle séminal contient des spermatozoïdes normaux; ceci prouve qu'un second accouplement avant une nouvelle ponte est inutile durant la même période de reproduction.

INCUBATION ET ÉCLOSION

Dans l'Elbe, l'incubation s'étendrait de novembre à fin mars ou avril. En Flandre française, les femelles porteuses d'œufs séjournent en mer jusqu'en avril ou en mai, mais elles se rapprochent des côtes dès février. A Gravelines, on les trouve dès ce mois le long de la côte à demi-ensablées, à un niveau qui ne découvre qu'aux très basses marées. Il est probable que ces Crabes vivent ainsi en mer, ce qui expliquerait la rareté de leur capture par les chalutiers. En février, nous avons souvent trouvé des Crabes chinois dans l'estomac des Morues. En mars et en avril, les pêcheurs de Crevettes prennent beaucoup d'*Eriocheir*; il en est de même dans les filets tendus le long de la côte.

Chez les femelles, il n'est pas rare de trouver des œufs jaunâtres entourant des œufs violacés ou même la totalité d'une ponte de couleur jaune. Cette coloration est l'indice de la mort des œufs. La cause en est sans doute, lors de la descente, le passage trop brusque d'eau douce à eau de mer, ou la traversée d'une zone d'eau douce par une femelle qui a déjà pondu et séjourné en eau saumâtre ou salée.

L'éclosion s'opère vraisemblablement dans l'eau saumâtre du chenal et peut-être en mer. Plusieurs fois, à l'écluse de chasse, nous avons pris des femelles dont les œufs éclosaient et nous avons observé la même chose dans l'estuaire de la Somme. L'éclosion s'échelonne sur plusieurs mois, ce qui est normal s'il y eût des pontes successives. Le 15 avril, en 1943, on ne remarque encore aucune éclosion à l'écluse de chasse. Aux environs du 15 mai (en 1942, 1945 et 1946) la plus grande partie des œufs sont éclos; à la fin de mai, en 1945, il ne reste que peu de femelles porteuses d'œufs non éclos. En août, il n'y a plus une femelle porteuse d'œufs en incubation. L'éclosion ayant lieu de fin avril à juin, la durée du développement comporte cinq à six mois.

A l'éclosion, la coque sphérique de l'œuf se fend selon un cercle qui divise la coque

en deux parties. L'une des parties reste fixée aux soies des pléopodes; ses bords s'enroulent sur eux-mêmes et l'ensemble prend la forme d'un cigare fendu. A l'éclosion sort le stade prézoé que nous avons observé en aquarium. L'élevage en est difficile (nourriture planctonique, diminution progressive de la salinité), mais БУНК (1938) le réussit et obtint les quatre stades zoés suivis de la Mégaloïpe.

CHAPITRE III. — DIMORPHISME SEXUEL

L'importance du dimorphisme sexuel chez l'*Eriocheir sinensis* facilite l'étude du problème de la corrélation entre les caractères sexuels externes et l'état des glandes génitales.

Lors de la description de l'espèce nous avons brièvement signalé l'existence de ce dimorphisme. PANNING (PETERS et PANNING, 1933) en a fait l'objet d'un court examen. Nous-même (1940) avons décrit et suivi la croissance de l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax, ainsi que celle des pléopodes femelles. Dans ce chapitre, nous étudierons d'abord les manifestations de ce dimorphisme chez l'adulte, puis chez le premier stade de fond, enfin son évolution progressive au cours de la croissance. A propos de chacun des caractères étudiés, on comparera mâles et femelles, afin de mieux marquer les différences. Tout ce qui est du ressort de la Biométrie sera reporté au chapitre V.

I. — Caractères sexuels externes des adultes.

CÉPHALOTHORAX

FORME. — Dorsalement, la carapace ne présente pas de différences nettes et constantes entre les deux sexes.

Ventralement (fig. 19), le plastron thoracique semble plus large chez la femelle, par suite de l'absence de concavité centrale, mais la différence ne dépasse pas 5/10 de mm. chez des Crabs de 50 mm. Chez le mâle, le plastron est creusé d'une cavité à peu près triangulaire nettement délimitée dans laquelle s'applique l'abdomen. La partie antérieure de cette cavité atteint le groupe des quatre premiers sternites soudés. Elle sert de logement au telson; sa bordure est renforcée par une crête épaisse; les deux bords latéraux de cette crête font entre eux un angle d'environ 30 degrés. Sur le cinquième sternite, la bordure interne de la cavité porte sur sa partie antérieure, de chaque côté, un bouton conique légèrement incliné vers l'avant et vers l'extérieur; il mesure 4/10 de mm. de hauteur et 5/10 de mm. de diamètre basal chez un adulte de 60 mm. Enfin, sur la bordure postérieure du huitième sternite et légèrement à l'intérieur de la cavité, un orifice ovale livre passage à un pénis conique; la chitine qui le constitue est mince et transparente, sauf à la base où elle est consolidée par une petite pièce calcaire articulée sur une embase du sternite.

Chez la femelle, la cavité sternale est peu marquée, bien que sa profondeur soit à peine plus faible que celle du mâle; c'est l'ensemble du plastron qui s'incurve vers la région médiane. Seule la partie antérieure de la cavité, correspondant au logement du telson, demeure visible par sa crête apparente, mais plus faible que chez le mâle. L'angle d'ouverture oscille entre 55 et 60 degrés. Ce logement lui-même n'est plus fonctionnel, puisque le telson de la femelle adulte le déborde toujours. Les boutons du cinquième sternite ne sont plus que des vestiges mesurant 1/10 de mm. de diamètre; chez certaines femelles, ils ne sont plus décelables.

La distance qui sépare les deux boutons est plus longue chez la femelle que chez le mâle (12 mm. chez la femelle et 10 mm. chez le mâle, d'après les mensurations prises sur 67 Crabs de 54 à 56 mm.). L'orifice sexuel s'ouvre sur le sixième sternite, en arrière des boutons, et sur la partie antérieure du somite. Nous avons décrit cet orifice antérieurement (1940); rappelons qu'il est fermé par une plaque obturante.

L'ornementation du plastron thoracique diffère avec le sexe. Chez le mâle, la bordure externe des épisternites porte des soies rigides faiblement plumeuses de 2,5 à 3 mm.; elles se disposent en deux à trois rangées. La bordure des sternites est nue. L'épistome est couvert de soies plumeuses de 1 à 1,5 mm. sur son bord antérieur, et de 1/10 à 6/10 de mm. sur sa crête postérieure. La cavité possède un petit nombre de soies plumeuses, de 4/10 à 9/10 de mm., et les boutons en sont entourés.

Chez la femelle, aux soies plumeuses fines et longues de 2,5 à 3 mm., disposées en 6 à 8 rangées sur les épisternites et placées contre les soies plus rigides semblables à celles des mâles, s'ajoutent des soies également plumeuses sur le bord externe des sternites. L'épistome est couvert de soies identiques, ainsi que la bordure du logement fictif du telson. Cet ensemble de soies limite le plastron en formant un cercle qui n'est interrompu que sur la bordure postérieure de ce plastron. La cavité possède peu de soies; elles occupent la région médiane; les boutons sont dépourvus de toute ornementation.

APPENDICES. — Les cinq paires de péréiopodes marcheurs (PI à PV) sont plus longs chez les mâles que chez les femelles; c'est pour PI qu'on le remarque le plus facilement.



FIG. 19. — Céphalothorax : faces ventrales. — En bas : mâle adulte de 68 mm.; en haut : femelle adulte de 69 mm. — Les abdomens sont enlevés pour montrer la forme du plastron sternal.

Les figures 19 et 20 mettent en évidence cette différence importante chez des Crabes adultes de tailles sensiblement égales (mâle de 68 mm. et femelle de 69 mm.).

L'ornementation manifeste un dimorphisme plus apparent encore. Chez le mâle, un manchon brunâtre de soies entoure la majeure partie de la pince (propodite I et dactylopodite I) à l'exception des doigts blancs porcelainés. Ce manchon couvre la face postérieure (1) du propodite, la moitié distale de la face antérieure et les faces dorsale et ventrale à leur extrémité distale ; il couvre également les faces latérale et dorsale du dactylopodite près de sa base. Les soies sont longues (5 à 6 mm. chez un Crabe de 60 mm., et 10 chez celui de 80) ; elles sont fines (40 microns de diamètre), souples et couvertes de barbes (longues de 100 microns). Leur densité sur la face postérieure du propodite

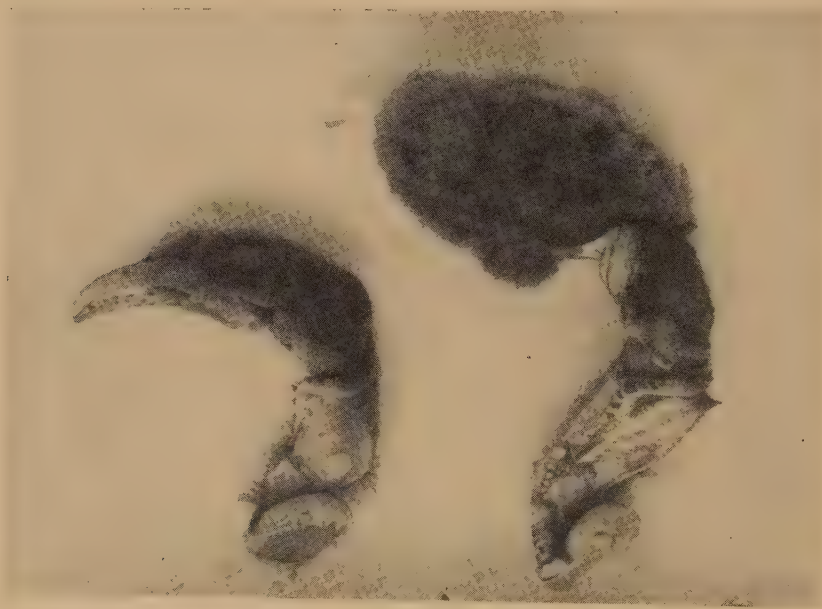


FIG. 20. — Pincés droites isolées : faces dorsales.
A droite : mâle adulte de 68 mm. ; à gauche : femelle adulte de 69 mm.

varie de 80 à 100 au mm². Le manchon est très doux au toucher. Sur la face postérieure du propodite, quelques autres soies apparaissent facilement au binoculaire : elles sont légèrement plus longues à l'angle proximal de l'article. Ces soies plus rigides, nues (diamètre de 70 microns) et plus foncées, entourent l'espace soyeux de cette face ou s'insèrent à son extrémité proximale inférieure.

Chez la femelle, il n'existe pas de manchon ; la face postérieure du propodite est couverte de soies semblables à celles du mâle, mais la face antérieure ne présente qu'une plage velue triangulaire en position distale ; la face dorsale est nue et la face ventrale porte souvent quelques petites touffes de soies courtes le long de l'arête postéro-ventrale. Les faces latérales proximales du dactylopodite sont également velues. Ces soies sont courtes (4 mm. chez une femelle de 60 mm.). Sur la face postérieure, leur densité varie

(1) Se reporter page 5, note 2.

de 40 à 50 au mm^2 ; on retrouve les soies rigides, elles dépassent légèrement les soies plumeuses.

Dans les cas de régénération des pinces, les soies n'apparaissent pas dès que la nouvelle pince est formée, mais seulement aux mues suivantes. Chez de grands exemplaires, on peut trouver des pinces semblables, de type adulte, mais de dimensions nettement différentes; c'est une preuve que l'on est en présence de pinces régénérées et de Crabes adultes.

Les péréiopodes II à V portent des soies rigides et nues, plus abondantes et plus longues chez les mâles que chez les femelles (fig. 1 à 4). Ces soies se situent principalement sur les arêtes dorsales des carpopodites, ainsi que sur les arêtes dorsales et ventrales des deux derniers articles, principalement pour PV. Dans les deux sexes, des soies courtes et arquées entourent les précédentes. Les soies longues mesurent 5 à 6 mm. chez des mâles de 55 mm., et 3 à 4 mm. chez des femelles de même taille; les soies courtes ne dépassent pas 1 à 2 mm.

ABDOMEN

FORME. — Chez le mâle, l'abdomen se loge exactement dans la cavité du plastron thoracique (fig. 2); il a la forme d'un triangle dont les bords latéraux sont nettement concaves (fig. 21). Dorsalement, le troisième somite est le plus large, mais il dépasse à peine le premier; le second somite est plus étroit; le sixième est trapézoïdal et son bord postérieur rectiligne est arrondi aux angles; le telson est étroit et triangulaire, à peine plus large que long, l'angle au sommet est aigu (30 degrés). Ventralement, le premier sternite porte un pont calcifié épais dont les bases s'insèrent près des bords latéraux du somite; sur cette base rigide s'articule la première paire de pléopodes. Sur le sixième sternite, il existe des bosselures calcifiées qui ne peuvent jouer, pour les boutons thoraciques, que le rôle de butoir, afin d'empêcher le mouvement de recul du pléon lorsque celui-ci est dans son logement.

Chez la femelle, l'abdomen couvre généralement la totalité du plastron thoracique (fig. 4) et le telson atteint l'épistome qu'il recouvre partiellement. Sa forme est elliptique et ses bords latéraux sont fortement convexes (fig. 21). Le cinquième somite est le plus large; le second est à peu près de la même longueur que le premier et le troisième; le sixième garde encore une forme trapézoïdale, mais les bords latéraux sont fortement convexes et le bord postérieur est concave; le telson est triangulaire, deux fois et demi plus large que long, son angle au sommet est obtus (140 à 150 degrés) et son bord antérieur convexe se loge dans l'espace libre du précédent. Ventralement, le pont du premier sternite est à peine décelable; ceux des sternites II à V sont plus marqués, ils servent de base aux quatre paires de pléopodes; les logements des boutons thoraciques sont à peine apparents : ce sont de très légers épaississements de la paroi du sternite qui ne peuvent jouer aucun rôle, puisque l'élargissement du somite les porte à la fois à l'avant et à l'extérieur des boutons lorsque le pléon s'applique contre le plastron thoracique.

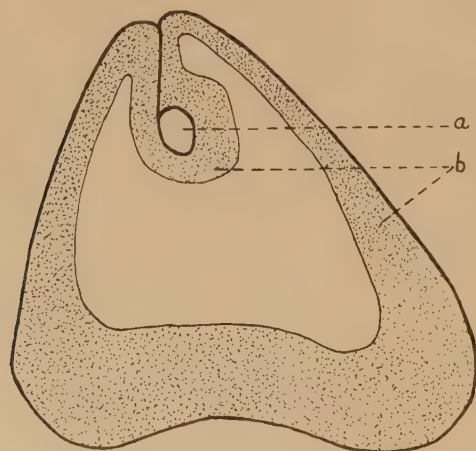
L'ornementation de l'abdomen mâle est formée de soies bordantes plumeuses courtes (1 mm. chez des Crabes de 50 à 60 mm.) disposées en quatre à cinq rangées. Sur la face ventrale, à l'extrémité distale du sternite VI, une touffe de soies plumeuses entoure les deux petites pièces calcifiées, situées de chaque côté de l'anais, contre lesquelles s'ap-

plique le sommet des pléopodes I lorsque le pléon est replié sous le plastron thoracique.
 Chez la femelle, les soies bordantes de l'abdomen sont plumeuses et longues (4,5 à



FIG. 21. — Abdomens : faces dorsales.
 A droite : mâle adulte de 68 mm.; à gauche : femelle adulte de 69 mm.

6 mm. chez des Crabes de 50 à 60 mm.) disposées en six à dix rangées. Sur la face ventrale, on ne voit que trois à quatre soies autour de l'anus.



0 1 mm.

FIG. 22.

Coupe transversale schématique
 du premier pléopode droit
 (mâle adulte).

a : canal; b : paroi calcifiée.

APPENDICES. — Les appendices modifiés servent à la reproduction (cf. fig. 26). Chez le mâle, les deux paires de pléopodes sont portés par les somites I et II. Le pléopode I est le plus important; c'est une tige totalement calcifiée à section triangulaire et à base élargie

pourvue de deux apophyses articulaires latérales; un butoir central empêche le pléopode de se redresser vers l'arrière. Ce pléopode est traversé de part en part par un canal; sur une coupe transversale (fig. 22), on voit que ce canal (*a*) est formé par une invagination de la paroi (*b*). A la base, il s'élargit : dans l'invagination, du côté interne, se loge le second pléopode et, du côté externe, pénètre une courte rampe hélicoïdale qui amène le pénis dans l'axe du canal. Cet ensemble est couvert par une membrane souple chitineuse ou « clapet » couverte de soies très plumeuses. A l'extrémité distale la fin du canal débouche, après une légère torsion, sur le bord extérieur du mamelon terminal par un court prolongement brunâtre chitineux. A l'extérieur de cet ensemble et toujours au sommet, une légère concavité permettra au pléopode de s'adapter parfaitement à l'orifice femelle. De nombreuses soies rigides et nues couvrent ce sommet. Le pléopode II est petit; sa forme est celle d'une lame hélicoïdale épaisse dont la base est fortement élargie; la face antérieure seule est calcifiée. La base est couverte de soies plumeuses; le sommet en forme de mamelon est prolongé par trois à quatre soies nues et rigides. Le premier pléopode relie le pénis à l'orifice femelle lors de l'accouplement; on croit que le second faciliterait la progression du sperme.

Chez la femelle, les quatre paires de pléopodes sont portés par les somites II à V; ils sont semblables entre eux, mais de longueur décroissante vers l'arrière. Leur coxopodite est très court et calcifié sur la face postérieure. Leur basipodite est obliquement orienté à la fois vers le milieu et vers l'arrière du corps; sa forme est celle d'un cylindre; à son extrémité proximale s'articule l'exopodite long et cintré; son extrémité distale se prolonge par l'endopodite de même forme qui s'écarte de l'exopodite et se rapproche du milieu de l'abdomen. Pour ces trois articles, les faces antérieures ne sont pas calcifiées; pour le basipodite, les autres faces le sont; l'exopodite porte des plaques durcies qui se soudent parfois sur la face postérieure; l'endopodite est semblable au basipodite dans son tiers inférieur et possède ensuite des anneaux calcifiés sur les faces latérales et postérieure, ce qui assouplit le mouvement de ces articles vers l'avant. Les extrémités distales du basipodite et de l'endopodite sont ornées de soies longues, nues et souples, mesurant de 9 à 10 mm. de longueur et disposées en arc de cercle; celles qui s'insèrent sur les anneaux calcifiés se disposent à l'extrémité distale de ceux-ci. L'exopodite est couvert, sur les faces latérales et postérieure, de soies longues et plumeuses, mesurant 4 à 5 mm., semblables à celles du plastron thoracique. Seules les soies du basipodite et de l'endopodite porteront les œufs.

II. — Caractère sexuel externe du premier stade de fond.

Le premier stade de fond qui succède à la Mégaloïpe mesure 2,5 à 3 mm.; nous avons examiné une dizaine de Crabes de 2,5 mm. que nous a aimablement envoyés PANNING et qui ont été pris dans l'estuaire de l'Elbe.

Un seul caractère permet de reconnaître le sexe : c'est la position de la dépression correspondant à l'orifice génital avant même qu'il ne soit percé. Chez le mâle, sur le huitième sternite thoracique, à la place de l'orifice sexuel, la chitine est légèrement déprimée selon une surface ovale, et un faible repli apparaît en arrière de cette dépression.

Chez la femelle, sur le sixième sternite, la chitine est également déprimée et laisse voir une zone plus translucide; la dépression n'occupe pas exactement la place de l'orifice sexuel, mais elle est située légèrement vers l'extérieur, en dehors de la cavité sternale. Ces dépressions mesurent 70 microns de longueur dans les deux sexes.

Décrivons brièvement l'aspect des parties du corps où se différencieront les caractères sexuels externes. Le plastron sternal présente un logement dans lequel s'insère le pléon et la bordure du logement du pléon est déjà renforcée; son angle d'ouverture est de 45 degrés. Les boutons du cinquième sternite sont proportionnellement grands et bien formés (50 microns de diamètre à la base et 40 à 50 microns de longueur). Les épisternites portent déjà quelques soies plumeuses (4 à 6 soies de 50 microns de longueur).

Sur les péréiopodes I (fig. 23), la face postérieure du propodite et la partie proximale postérieure du dactylopodite portent des soies. Elles sont disposées en trois à quatre rangées longitudinales et présentent trois types différents : soies faiblement plumeuses de 60 microns de longueur (les plus fréquentes), soies couvertes d'une touffe de barbes à



FIG. 23.

Pinça droite d'un mâle
de 2,5 mm.
(face postérieure du propodite
et du dactylopodite).
Longueur de la pinça :
130 microns.

l'extrémité (forme de pinceau), 40 à 50 microns, et soies très faiblement plumeuses ou nues de 100 microns; ces deux derniers types sont beaucoup plus rares. La face dorsale du propodite porte des soies plumeuses. Sur les autres faces des pinces, les soies sont rares. Sur les doigts de la pinça, on remarque principalement des soies nues de 50 microns. Les autres péréiopodes sont ornés de soies plumeuses de 150 à 200 microns; celles-ci sont plus abondantes sur les péréiopodes V (arêtes dorsale et ventrale).

L'abdomen aux bords très légèrement convexes est composé de sept articles parmi lesquels on remarque l'article I un peu plus court que les autres et le telson un peu plus long. Les logements du bouton sont formés par une chambre tronconique placée sur le sixième sternite : son ouverture est légèrement orientée vers l'extérieur; ce logement mesure 80 à 100 microns de profondeur. L'appareil d'accrochage est fonctionnel et il est même difficile de détacher le pléon sans déchirer les bords du logement. Sur la face dorsale et sur les bords latéraux, l'abdomen porte des soies plumeuses de 50 microns de longueur.

Les pléopodes sont au nombre de quatre paires, fixés aux somites II à V; longs et nus, ils ressemblent à un doigt de gant. Leurs bords sont fripés. Leur longueur décroît légèrement du premier au dernier; le premier mesure 5/10 de mm. de longueur et 5/100 de mm. de diamètre.

III. — Différenciation des caractères sexuels.

CÉPHALOTHORAX

FORME. — Chez le mâle, la cavité sternale est nettement délimitée, quelle que soit la taille du Crabe, et les bords du logement du telson se renforcent au cours de la croissance. L'angle d'ouverture diminue chez le Crabe de 5 mm. et mesure 30 degrés; il ne se modifiera plus. Le bouton du cinquième sternite s'accroît faiblement : chez le Crabe de 6 mm., il mesure 10/100 de mm. de diamètre à la base, puis 15/100 chez des Crabes de 10 à 15 mm., 20/100 à 25/100 pour 20 à 25 mm., 30/100 à 40/100 pour 35 à 45 mm., et 40/100 à 50/100 pour l'adulte de 50 à 60 mm. L'orifice sexuel se transforme rapidement; c'est une simple fente chez le Crabe de 5 mm., elle mesure 100 microns de largeur; puis le pénis apparaît chez des Crabes de 9 mm., et il présente l'aspect adulte avec l'extrémité interne du spermiducte bien apparente chez les Crabes de 12 mm.; l'ouverture mesure 6/10 à 8/10 de mm. de diamètre, mais sa base ne commencera à se calcifier que chez le Crabe de 20 mm.

Chez la femelle, les modifications sont plus nombreuses. La cavité du plastron est bien délimitée jusqu'à la taille de 10 mm.; puis l'arête que le bord de la cavité fait avec le reste du plastron s'émousse et s'arrondit le long des sternites V à VIII chez les Crabes de 12 mm. Elle devient progressivement moins apparente et disparaît chez les Crabes non adultes de 40 mm. Les bords du logement du telson, nettement marqués chez les jeunes de 12 mm., s'atténuent chez la femelle de 15 mm.; ils ne seront plus que faiblement apparents chez l'adulte. L'angle d'ouverture se réduit d'abord, comme cela se passe chez les mâles, pour s'accroître ensuite : 30 degrés pour une femelle de 5 à 10 mm.; 40 degrés pour celle de 11 à 13 mm.; 50 degrés pour celle de 45 mm.; et 55 à 60 degrés pour l'adulte de 50 à 60 mm. Le bouton du cinquième sternite s'accroît, puis régresse : 10/100 de mm. pour la femelle de 6 à 10 mm., 15/100 pour celle de 15 mm., 20/100 pour celle de 20 mm., 30/100 pour celle de 35 mm., 20/100 pour celle de 40 à 45 mm. et 10/100 pour l'adulte de 50 à 60 mm. L'orifice sexuel prend rapidement la position qu'il occupe chez l'adulte; il se déplace vers la région médiane chez le Crabe de 3,5 mm. et atteint la position définitive chez celui de 5 mm. A cette taille, il n'est constitué que par une simple fente; mais, dès 7 mm., la bordure de l'orifice s'épaissit et la plaque obturante apparaît en forme de lentille au milieu de l'orifice transparent. Chez le Crabe de 11 mm., la plaque est calcifiée et ferme l'orifice génital qui ne subira plus de modifications importantes. A la mue de puberté, il s'accroîtra brusquement: chez deux femelles de 46 mm., dont l'une est jeune et l'autre adulte, les diamètres des orifices sont de 1,5 mm. et de 1,75 mm.

L'ornementation du plastron thoracique a déjà été signalée chez le premier stade de fond. Chez le mâle de 5 mm., les soies des épisternites sont rares et mesurent 100 à 150 microns de longueur; chez celui de 9 mm., elles sont plus nombreuses (25 sur l'épisternite entre les sternites V et VI) et plus longues (200 microns). Ces soies s'allongeront au cours de la croissance pour mesurer 2,5 à 3 mm. de longueur chez l'adulte. L'épistome porte deux à trois rangées de soies plumeuses chez le Crabe de 7 mm. Le fond

de la cavité est couvert de soies très clairsemées durant toute la croissance et, dès la taille de 14 à 15 mm., la base du bouton est entourée de soies.



FIG. 24.

Mue de puberté. — En haut : mâle de 54 mm.;
en bas : l'exuvie de 50 mm.

Chez la femelle, les soies des épisternites sont identiques à celles du mâle jusqu'à la mue de puberté, et aucune soie ne couvre les bords externes des sternites avant cette mue. De même les soies de l'épistome ne seront plus nombreuses qu'après cette mue. Le fond de la cavité possède peu de soies et la base du bouton est nue durant toute la croissance.

APPENDICES. — L'ornementation de la pince apparaît progressivement. Chez le mâle de 5 mm., une dizaine de soies rigides longues et nues sont visibles sur la face postérieure du propodite ; elles mesurent 200 à 300 microns, alors que les autres soies plumeuses encore peu nombreuses ne dépassent pas 100 microns ; quelques soies longues apparaissent sur la face dorsale du même article au milieu de soies courtes en forme de crochet. Chez le Crabe de 10 mm., on trouve pour la première fois des soies plumeuses nombreuses ; elles sont disposées sur la face postérieure, près de l'insertion du dactylo-podite ; les longues soies rigides entourent cette face postérieure et y tracent deux rangées parallèles partant de

l'extrémité proximale pour atteindre le milieu de la face (c'est cet aspect que l'on découvre difficilement chez l'adulte). Chez le Crabe de 12 mm., la disposition est la même, mais c'est la totalité de la face postérieure qui est couverte ; les soies nues mesurent 1,5 mm. et les soies plumeuses 0,6 mm. Cette face ne se modifiera plus. Sur la face antérieure, un petit groupe de soies plumeuses de 5/10 de mm. en couvre le centre chez les Crabes d'environ 20 mm. Chez certains Crabes de 45 mm. (non adultes), quelques soies courtes et rares apparaissent sur la face ventrale et rappellent l'aspect remarqué chez beaucoup de femelles adultes. Il n'y aura pas d'autres modifications jusqu'à la mue de puberté (fig. 24). Signalons une anomalie que peut entraîner cette dernière mue (12 cas parmi des adultes de petite taille sur un millier d'adultes manipulés) : le manchon incomplet laisse une zone découverte au milieu de la face ventrale ; nous avons observé ce cas, que l'on peut qualifier de « pseudo-adulte », à Herzelee et à Gravelines. On ne peut que se demander pourquoi le manchon normal n'a pas été formé durant l'intermue précédant la mue de puberté.

Chez la femelle de 5 mm., on ne remarque aucune différence dans l'ornementation de la pince. L'aspect de la femelle de 12 mm. est celui du mâle de même taille, mais les soies sont plus courtes (soies nues de 0,5 mm. et soies plumeuses de 0,3 mm.). Ce n'est que chez les grandes femelles non adultes de 40 à 45 mm. que la face antérieure du propodite porte une petite plage soyeuse; ces soies sont courtes (1 mm. de longueur). La seule modification qu'entraînera la mue de puberté sera celle des rares soies de la face ventrale qui ne sont d'ailleurs pas apparentes chez toutes les femelles adultes (fig. 25).

Dès le Crabe de 5 mm., chez les mâles et les femelles, les péréiopodes I à V portent des soies longues plumeuses et souples de 600 à 800 microns sur les arêtes dorsale et ventrale des carpopodite et propodite; le dactylopodite de P V en possède également. Ces soies grandiront lentement au cours de la croissance pour atteindre leur taille adulte et leur densité avec la mue de puberté.

ABDOMEN

FORME. — Les bords latéraux de l'abdomen sont concaves chez le mâle de 5 mm., ce qui subsistera sans modification notable jusqu'à l'état adulte. L'article le plus large est le premier somite chez les jeunes, mais c'est le troisième chez les Crabes de plus de 25 mm. Le second somite se réduit en longueur et atteint les proportions adultes chez le Crabe de 7 mm. Le telson réduira progressivement ses deux dimensions relativement à la croissance des autres somites. Le logement du bouton thoracique garde la forme de chambre tronconique jusqu'à la taille de 10 à 12 mm. pour ne devenir qu'un butoir épais aux tailles supérieures. Cet aspect ne se modifiera plus au cours de la croissance, mais le butoir deviendra proportionnellement moins important. Le pont ventral du sternite I se calcifie chez les Crabes de 15 à 18 mm. pour atteindre aussitôt l'aspect adulte.

Chez la femelle de 5 mm., les bords latéraux du pléon sont légèrement concaves, plus faiblement que chez le mâle correspondant. Ces bords deviennent rectilignes chez les Crabes de 10 à 13 mm., puis légèrement convexes chez ceux de 20 mm., comme l'a clairement montré PANNING (PETERS et PANNING, 1933). Cette convexité s'accroîtra régulièrement jusqu'à la mue de puberté pour subir avec elle une croissance brusque. C'est ainsi que, dans la mue d'une femelle non adulte de 42 mm. en femelle adulte de 46 mm. (fig. 25),



FIG. 25.

Mue de puberté. — En haut : femelle de 46 mm.;
en bas : l'exuvie de 42 mm.

le cinquième article passe de 21,5 à 30,5 mm. et le plastron, qui était aux 3/5 couvert par l'abdomen replié, est totalement caché. Il y a lieu d'indiquer que, dans des cas très rares (environ 1 femelle sur 20), cette croissance brusque est plus ou moins limitée. Serait-ce un nouveau cas de formation incomplète lors de l'intermue précédant la mue de puberté ? L'article le plus large est le premier chez les femelles de 2,5 à 15 mm., le troisième, chez celles de 15 à 30 mm., le quatrième avant la mue de puberté et le cinquième après cette mue. Le telson s'élargit faiblement à la base chez le Crabe de 10 mm., ce qui se poursuit régulièrement jusqu'à l'état adulte. C'est chez les Crabes de 22 à 25 mm. qu'il ne s'applique plus dans la cavité du plastron. Le logement du bouton garde la forme de chambre jusqu'à la taille de 10 à 12 mm. puis chez les femelles de 13 à 25 mm., il est remplacé par une bosselure beaucoup moins saillante que le butoir du mâle; cette bosselure empêche le recul de l'abdomen; elle perd tout rôle fonctionnel chez les Crabes de 25 à 30 mm. Les ponts des sternites II à V se calcifient chez les femelles de 15 à 18 mm.

Les soies plumeuses bordantes de l'abdomen sont courtes chez les mâles, quelle que soit la taille du Crabe (1/10 de mm. chez les Crabes de 7 mm., 5/10 à 6/10 chez ceux de 35 à 40 mm., 1 mm. chez les adultes de 50 mm.). La touffe de soies du sixième sternite apparaît dès la taille de 12 à 13 mm.

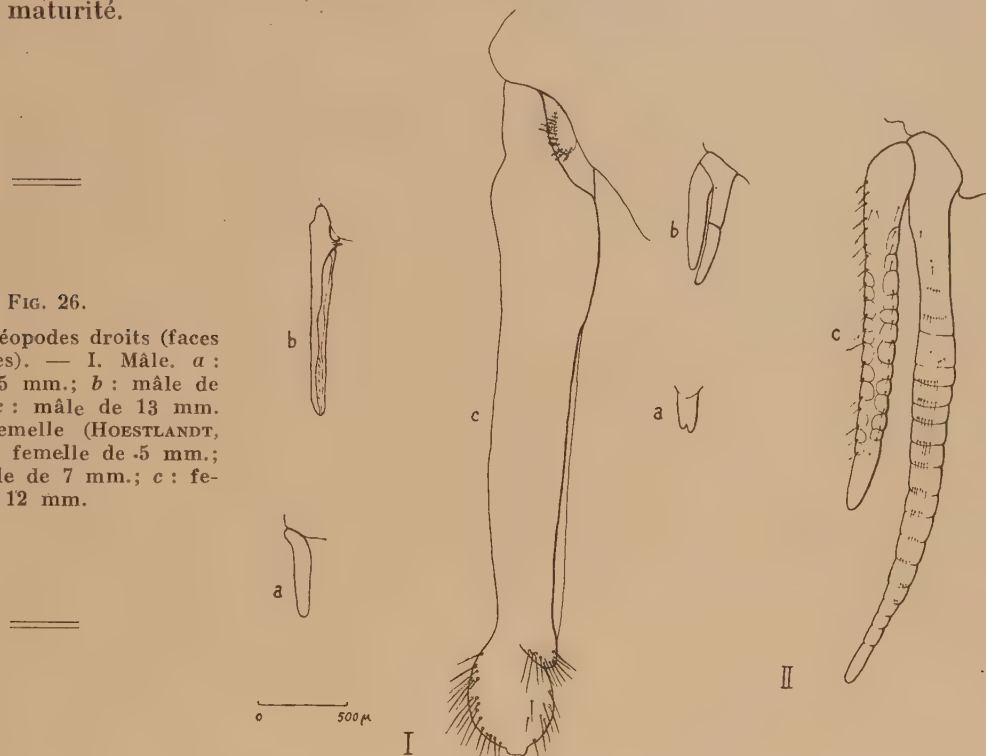
Chez la femelle, les soies bordantes croissent lentement (1/10 de mm. chez les Crabes de 7 mm., 2/10 chez ceux de 12 à 20 mm.); elles deviennent plus longues sur le telson : les femelles de 30 mm. ont des soies de 3/10 de mm. sur le cinquième somite et de 1 mm. sur le telson. La mue de puberté entraîne une croissance brusque de ces soies (fig. 25) : c'est ainsi que chez quatre femelles non adultes de 50 mm., les soies du telson mesurent 3 à 3,5 mm. et, chez douze femelles adultes de la même taille, elles mesurent 5,5 à 6 mm. Parmi les centaines de femelles avec ponte prises à Gravelines, nous n'avons jamais trouvé une femelle portant des soies courtes en bordure de l'abdomen.

APPENDICES. — Chez le mâle de 5 mm., il subsiste le pléopode II auquel s'est joint le pléopode I (que ne possédait pas encore le premier stade de fond); les pléopodes III à V ont disparu.

Le premier pléopode, à cette taille (fig. 26, 1 a), est allongé en forme de doigt et légèrement aplati, lisse et nu; sa base s'élargit. Il mesure 4/10 à 5/10 de mm. de longueur et 8/100 de mm. de largeur. Chez le Crabe de 7 mm. (fig. 26 1 b), il mesure 12/10 à 14/10 de mm. de longueur et 12/100 de mm. de largeur. Une face antéro-latérale interne s'est formée et elle se creuse, sur toute sa longueur, en un sillon au fond duquel apparaissent quelques soies de 3/100 à 4/100 de mm. A la base de l'article, les lèvres de la gouttière se rapprochent, la bordure antérieure de la face latérale couvre légèrement l'autre bordure et porte 2 à 4 soies plumeuses de 4/100 à 5/100 de mm. A l'extrémité distale, les lèvres se rapprochent également pour former une rainure étroite. A ce sommet, on voit parfois 3 à 4 soies nues de 7/100 à 8/100 de mm. Chez le Crabe de 10 mm., les bords de la gouttière se sont rapprochés et ont formé un tube ouvert aux extrémités. A sa base, l'ouverture possède déjà la rampe hélicoïdale de l'adulte et le « clapet » formé par la portion couverte de soies du Crabe de 7 mm. Le sommet est pointu et l'orifice du tube apparaît à son extrémité. Chez le Crabe de 13 mm. (fig. 26 1 c), le sommet possédera les caractéristiques essentielles de l'adulte et sera entourée de soies nues et rigides de 3/10 à 5/10 de mm. Le pléopode mesure 35/10 de mm. de longueur et 5/10 à 8/10 de mm. de largeur.

Le second pléopode porte, chez certains Crabes de 5 mm., une légère excroissance subterminale externe; chez d'autres Crabes de la même taille, l'excroissance externe n'existe pas. Ce second pléopode mesure 15/100 de mm. de longueur et 1/10 de mm. de largeur. Chez le Crabe de 7 mm., le second pléopode présente la forme de la lettre S; il s'amincit de la base au sommet et mesure 4/10 de mm. de longueur et 1/10 de mm. de largeur à la base. Il ne porte aucune soie. Chez le Crabe de 12 mm., le second pléopode présente également les caractéristiques de l'adulte (embase large, cône hélicoïdal), mais sans soies à l'extrémité. Il n'y aura plus de modifications importantes de ces pléopodes jusqu'à la maturité.

FIG. 26.
Premiers pléopodes droits (faces antérieures). — I. Mâle. *a* : mâle de 5 mm.; *b* : mâle de 7 mm.; *c* : mâle de 13 mm. — II. Femelle (HOESTLANDT, 1940). *a* : femelle de 5 mm.; *b* : femelle de 7 mm.; *c* : femelle de 12 mm.



Nous avons antérieurement (1940) étudié la genèse des pléopodes femelles. Rappelons qu'ils se segmentent en quatre articles chez les Crabes de 7 à 8 mm. et présentent les principales caractéristiques de l'adulte chez ceux de 12 mm. (fig. 26 II). Ajoutons qu'à la mue de puberté, l'endopodite et l'exopodite, presque accolés auparavant, s'écartent très sensiblement l'un de l'autre; les soies plumeuses des exopodites et les soies nues des endopodites s'allongent fortement, puisqu'elles passent de 1,5 ou 2 mm. à 4 mm. pour l'exopodite, et de 4 à 9 mm. pour l'endopodite.

Comparaison avec les caractères sexuels externes des autres Brachyours.

Avant d'examiner les divers groupes, signalons les travaux les plus anciens: H. MILNE-EDWARDS (1834) signale le dimorphisme des abdomens, étroit chez le mâle, large et couvrant le plastron thoracique chez la femelle. GROBBEN (1878) remarque la différence de

longueur des appendices. PFEFFER (1890) insiste sur la divergence entre l'abdomen des jeunes femelles de *Neptunus* et celui des femelles adultes de la même espèce.

Chez l'*Eriocheir japonicus*, OKADA et MIYASHITA (1935) étudient brièvement le développement des caractères sexuels secondaires en se limitant à l'abdomen. Les Crabes utilisés mesurent 4,5 à 80 mm. de longueur. Les modifications de la forme de l'abdomen de l'*Eriocheir japonicus* correspondent à celles de l'*Eriocheir sinensis*, mais les auteurs ne signalent pas la croissance brusque correspondant à la mue de puberté; leurs dessins le suggèrent cependant. Les orifices sexuels ne seraient visibles que chez des Crabes d'au moins 6 mm., ce qui ne correspond pas à nos observations chez l'*Eriocheir sinensis*; un examen plus minutieux aurait peut-être permis d'observer cet orifice chez les *Eriocheir japonicus* très jeunes. Enfin, ces auteurs affirment que le premier pléopode mâle possède la structure typique de l'adulte chez le Crabe de 8 mm., mais faute de description précise, on ne peut confronter l'*Eriocheir japonicus* et l'*Eriocheir sinensis*. L'examen des *Eriocheir japonicus* mâles du Muséum d'Histoire naturelle de Paris permet d'ajouter un complément : les mâles adultes (Crabes de 65,5 48, 43,5 mm. de largeur) possèdent un manchon parfaitement circulaire de soies autour des pinces, alors que les jeunes (43,5 42,5, 40, 38 mm.) ne sont couverts de soies que sur les faces latérales du propodite, comme nous l'avons constaté chez l'*Eriocheir sinensis*. Seule une étude plus détaillée de la croissance du Crabe japonais permettrait une comparaison plus approfondie des deux espèces.

Chez un autre Catométope, *Pachygrapsus marmoratus*, PÉREZ (1933) décrit les principaux caractères sexuels secondaires et leur transformation, principalement à la mue de puberté : forme de l'abdomen, longueur des soies, pléopodes femelles, appareil d'accrochage. Deux différences principales apparaissent entre cette étude et celle de l'*Eriocheir sinensis* : l'appareil d'accrochage est fonctionnel chez tous les mâles et chez les femelles non adultes de *Pachygrapsus*, et d'autre part le plastron thoracique et l'abdomen portent des soies aciculaires isolées.

Quatre autres Catométopes sont étudiés par MORGAN (1923) qui note pour chaque espèce les tailles parmi lesquelles on trouve à la fois des femelles à abdomen large et des femelles à abdomen étroit : entre 8,5 et 11 mm. chez *Uca pugnax* dont les plus grandes tailles atteignent 19 mm.; entre 10 et 12 mm. chez *Hemigrapsus oregonensis* (grande taille de 22 mm.); entre 14 et 18 mm. chez *Hemigrapsus nudus* (grande taille de 30 mm.); entre 19 et 23 mm. chez *Pachygrapsus crassipes* (grande taille de 35 mm.). Il s'agit probablement de la mue de puberté dont MORGAN ignorait l'existence. Nous avons trouvé des aspects comparables chez l'*Eriocheir sinensis* pour des Crabes de 31 à 55 mm.

PÉREZ (1928) cite le cas des *Uca* à propos de l'appareil d'accrochage non fonctionnel chez les mâles adultes, car le sixième sternite abdominal se rabat en avant du cinquième sternite thoracique.

Enfin, parmi les Catométopes, citons *Pinnotheres pisum* qui présente également un saut brusque dans la croissance de l'abdomen et dans l'apparition de ses longues soies bordantes. ATKINS (1926) le constate pour la taille de 6,5 mm., alors qu'il étudie des Crabes de 2 à 18 mm. MERCIER et POISSON (1929) signalent que la pilosité des péréiopodes est plus forte chez le mâle que chez la femelle, ce qui correspond à nos constatations chez l'*Eriocheir*.

Parmi les Cyclométopes, c'est le *Carcinus maenas* dont on a le plus étudié la croissance des caractères sexuels secondaires. SHEN (1935) décrit la forme de l'abdomen et des

pléopodes pour les neuf premiers stades post-larvaires (Crabes de 1,92 à 14,37 mm.). Les caractéristiques de l'adulte sont atteintes chez les mâles de 6,2 mm. et chez les femelles de 6 à 8 mm. pour la forme de l'abdomen et de 8 mm. pour les pléopodes. Il n'est pas étonnant que ces caractères apparaissent à une taille plus faible que chez l'*Eriocheir sinensis*, puisque les adultes du *Carcinus* sont plus petits que ceux de l'*Eriocheir*. VEILLET (1945) a détaillé les caractères sexuels secondaires de *Carcinus maenas*; la différence la plus importante avec le Crabe chinois est celle de l'appareil d'accrochage parfaitement fonctionnel chez tous les mâles et chez les femelles non adultes de *Carcinus*.

Chez *Potamon fluviatile*, BOTT (1944) décrit la forme de l'abdomen et des pléopodes; la première paire de pléopodes possède une gouttière entr'ouverte.

Parmi les Oxyrhynques, chez *Macropodia rostrata*, PÉREZ (1928) insiste sur la modification de l'abdomen et des pléopodes femelles au cours de la mue de puberté. L'appareil d'accrochage est fonctionnel chez les mâles et chez les femelles non adultes.

Parmi les Oxystomes, *Ebalia tuberosa* (PÉREZ, 1928) ne présente pas un appareil d'accrochage chez les mâles, mais seulement chez les femelles pubères : il est formé par les saillies des endopodites des troisièmes maxillipèdes, sous lesquelles se loge la pointe du telson.

D'autres travaux importants pourraient être cités, mais leur caractère essentiellement biométrique en reporte l'examen au chapitre V.

RÉSUMÉ

Chez le Crabe de 2,5 mm., la seule différence sexuelle consiste dans la position de la dépression correspondant à l'orifice génital (huitième sternite thoracique chez le mâle, sixième chez la femelle).

Quelques autres caractères externes apparaissent chez les Crabes de 5 à 7 mm. : ornementation de l'orifice sexuel (plaque obturante chez la femelle), forme de l'abdomen (bordure à concavité plus marquée chez le mâle), nombre et forme des pléopodes en cours de transformation.

La plupart des caractères sont différenciés chez les Crabes de 12 à 13 mm. : angle d'ouverture de la dépression sternale (30 degrés chez les mâles et 40 degrés chez les femelles); soies des pinces (plus nombreuses et plus longues chez les mâles); abdomen femelle à bords droits; pléopodes semblables à ceux des adultes.

On ne remarque plus de modifications importantes avant la mue de puberté à partir de laquelle, d'une part, les soies des pinces forment brusquement un manchon circulaire chez les mâles pour ne couvrir que les faces postérieure et antérieure chez les femelles; d'autre part, l'abdomen est toujours concave et porteur de soies courtes chez les mâles, alors qu'il devient fortement convexe et bordé de soies longues chez les femelles.

CHAPITRE IV. — ORGANES GÉNITAUX

Les organes génitaux de l'*Eriocheir sinensis* ont été brièvement décrits par PANNING (PETERS et PANNING, 1933) dans son travail de morphologie générale; le docteur GÖNNERT, cité par PETERS (1938), examina sommairement les spermatozoïdes et l'état de quelques ovaires après le frai.

Nous exposerons la morphologie des glandes génitales chez les adultes, puis au cours de la croissance; nous aborderons ensuite leur étude histologique.

I. — Morphologie.

TECHNIQUE

Les Crabes de grande ou de moyenne taille se dissèquent sans difficulté : on découpe le bord de la carapace, puis on soulève le bouclier dorsal par l'arrière en décollant l'hypoderme et en détachant les muscles de l'estomac qui adhèrent au bouclier. Les organes génitaux apparaissent, après enlèvement de l'hypoderme; ils sont recouverts d'une fine tunique conjonctive avec chromatophores généralement blancs.

Chez les Crabes de petite taille (4,5 à 15 mm.), les organes génitaux sont filiformes et totalement transparents; il n'est pas possible de les discerner des autres tissus, soit sur le vivant, soit après fixation. Nous nous sommes inspiré du procédé que CARAYON (1941) utilisa chez les Pagures. La dissection effectuée au binoculaire s'opère généralement dans le formol salé, afin de fixer rapidement les organes utilisés pour examens histologiques ultérieurs. Au cours de la dissection, il suffit de répandre du bleu de méthyle, puis de laver au formol salé. Le colorant se fixe énergiquement sur les tissus conjonctifs, en particulier sur celui qui entoure l'appareil génital, ce qui en permet le dégagement.

ORGANES GÉNITAUX MALES

ADULTES. — Chez les Crabes adultes les organes génitaux sont très développés; ils comprennent deux parties principales : testicules et spermiductes (fig. 27 1).

Les deux testicules sont formés d'une bande plus ou moins épaisse (t.) constituée par un tube séminifère de 200 à 300 microns de diamètre, fréquemment replié sur lui-même. Leur couleur est blanc uniforme ou blanc zébré de zones plus transparentes. Ils sont disposés entre l'hépatopancréas et l'hypoderme dorsal. Dans sa partie antérieure, chaque bande testiculaire débute en forme de crosse entre le bord latéral de la carapace et le muscle mandibulaire antérieur; dans cette région, elle est étroite et transparente. Elle longe ensuite le bord latéral de l'estomac en augmentant de largeur (2 à 3 mm. chez un *Eriocheir* de 60 mm.). Dans sa partie postérieure, elle se prolonge légèrement en arrière de l'estomac, et les deux testicules s'unissent par un « pont » de nature testiculaire qui mesure 3 à 4 mm. de largeur. Ce pont se situe en avant du cœur et même partiellement sous la partie antérieure de celui-ci.

Vers l'arrière, les testicules sont prolongés par des spermiductes de couleur blanc-opale. C'est au confluent de la partie antérieure du testicule et du pont que naît le sper-

miducte par un tube court et étroit (2 à 3 mm. de longueur et 50 microns de diamètre). Le spermiducte peut se diviser en trois parties. La partie antérieure débute par un tube étroit à son origine (125 à 150 microns), abondamment replié sur lui-même; il se place sous l'extrémité postérieure du testicule et légèrement vers l'arrière. Ce n'est qu'après quinze à vingt spires qu'apparaissent les premiers spermatophores. La partie moyenne (sp. 1) est formée par un tube large de 2 à 3 mm. de diamètre et long d'environ 15 mm., plus ou moins replié sur lui-même; il se dirige vers l'arrière du corps en passant partiellement sous le cœur, mais toujours au-dessus de l'hépatopancréas. L'insertion d'une glande annexe sépare les deux dernières parties du spermiducte; cette glande volumineuse (g. a.) est formée de six à huit diverticules digités et multiramifiés qui débouchent sépa-

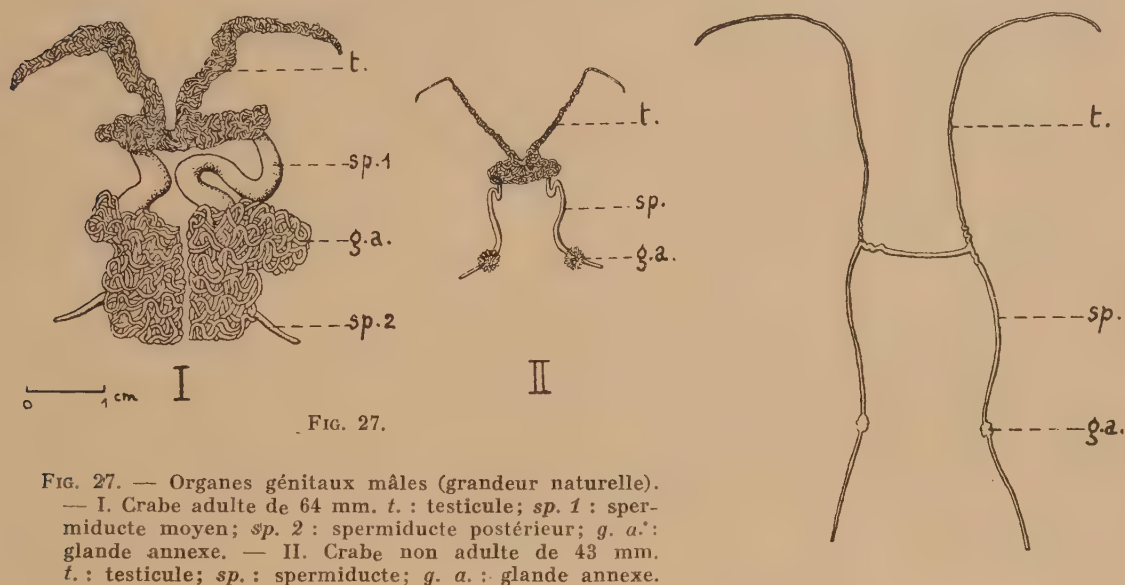


FIG. 27. — Organes génitaux mâles (grandeur naturelle). — I. Crabe adulte de 64 mm. *t.* : testicule; *sp. 1* : spermiducte moyen; *sp. 2* : spermiducte postérieur; *g. a.* : glande annexe. — II. Crabe non adulte de 43 mm. *t.* : testicule; *sp.* : spermiducte; *g. a.* : glande annexe.

FIG. 28. — Organes génitaux mâles (Crabe de 6 mm.). — *t.* : testicule; *sp.* : spermiducte; *g. a.* : glande annexe.

FIG. 28.

rément dans le spermiducte. Elle se loge entre l'intestin, l'hépatopancréas et les endosternites postérieurs; ses digitations ont environ 1 mm. de section et la surface qu'occupe cette glande est de 1,5 à 2 cm². La partie postérieure du spermiducte (*sp. 2*) est beaucoup moins volumineuse que la précédente (1 mm. de diamètre); elle s'oriente vers l'orifice et s'achève à l'extrémité distale du pénis.

JEUNES. — La plus petite taille disséquée mesure 6 mm. L'appareil génital totalement transparent se compose des éléments de l'adulte (fig. 28). Les testicules (*t.*) sont formés d'un tube droit de 20 à 30 microns de diamètre sur lequel s'amorcent quelques anses; chaque testicule débute dans la région hépatique par une crosse à peine marquée; il mesure 300 microns de longueur. Le pont réunit les deux testicules et commence légèrement à se replier sur lui-même; il mesure 100 microns de longueur. Les spermiductes (*sp.*) naissent au confluent de chaque testicule avec le pont; ils sont rectilignes et mesurent le même diamètre et la même longueur que le testicule. La glande annexe (*g. a.*), à l'état

rudimentaire, est formée par cinq à six boursouflures de la paroi du spermiducte et mesure 50 microns de diamètre.

CROISSANCE. — Chez les Crabes de 7 à 9 mm., les testicules transparents forment leurs premières anses, principalement autour du confluent des parties antérieure et centrale. Quelques plis apparaissent au début du spermiducte. Les diamètres augmentent faiblement : 40 à 50 microns pour le testicule et pour le spermiducte.

Chez les Crabes de 11 mm., les anses testiculaires sont plus nombreuses; elles sont répandues sur toute la surface de la glande, mais elles demeurent plus abondantes autour du confluent des parties antérieure et centrale. Le spermiducte est enroulé sur lui-même dans sa partie antérieure; sa partie moyenne est plus large que la partie postérieure (1/10 de mm. pour la seconde et 1/20 pour la troisième). La glande annexe plus volumineuse mesure 2/10 à 3/10 de mm. par diverticule.

Chez les Crabes de 20 mm., les organes génitaux sont encore transparents. Les anses testiculaires deviennent plus nombreuses, mais sans augmenter de diamètre. La partie centrale du spermiducte, toujours rectiligne, s'élargit (2/10 de mm. de diamètre). Les diverticules de la glande annexe s'accroissent légèrement : 4/10 de mm. de longueur.

Pour les tailles de 25 à 30 ou 32 mm., on peut trouver deux aspects différents. C'est ainsi que, chez deux *Eriocheir*, pris à Herzelee, le même jour (24 mai 1943), la bande testiculaire mesure 1/3 à 1/2 largeur supplémentaire chez l'un, bien que le diamètre des tubes testiculaires ne dépasse pas 50 à 60 microns dans les deux exemplaires. Les spermiductes moyens ont 5/10 de mm. de diamètre chez l'un et 2/10 chez l'autre. La glande annexe est peu développée chez ces deux crabes (diverticules de 5/10 à 7/10 de mm. de longueur). C'est entre les dimensions de 27 et de 32 mm. que l'on trouve à la fois des Crabes aux testicules totalement transparents et d'autres aux testicules demi-blanchâtres. Ce n'est que rarement que les testicules demeurent transparents jusqu'à la taille de 40 mm.

Si, à partir de 55 à 60 mm., il n'existe que des Crabes à organes reproducteurs correspondant au type mûr décrit (fig. 27, I), les Crabes ont des glandes sexuelles à divers stades d'évolution lorsqu'ils mesurent de 35 à 55 mm.; ces *Eriocheir* sont d'ailleurs proches de la mue de puberté, puisqu'ils sont capturés en été et que cette mue a lieu entre juillet et octobre, comme nous l'avons constaté à Herzelee. C'est au barrage de l'Yser qu'il est possible d'examiner sommairement l'aspect macroscopique des organes génitaux de plus de 300 mâles de 35 à 66 mm. entre les mois de juillet et de novembre. Les testicules, spermiductes et glandes annexes furent classés en trois catégories, d'après le volume occupé dans la cavité générale : petits, moyens et grands; le type petit correspond à la figure 27, II; le type grand à la figure 27, I. Le tableau XI donne les résultats de 334 testicules examinés, 213 spermiductes et 143 glandes annexes. Les Crabes sont classés en jeunes, pseudo-adultes et adultes.

TABLEAU XI

Stade	Testicules			Spermiducte			Glande annexe		
	petit	moyen	grand	petit	moyen	grand	petit	moyen	grand
Jeunes	60	156	14	108	24	—	38	16	—
Pseudo-adultes	—	8	4	3	5	3	2	3	2
Adultes	—	62	30	12	52	6	8	46	28

Les testicules petits sont généralement blanchâtres, 6 sont transparents sur les 60 observés; les testicules moyens sont blanchâtres ou zébrés. Les spermiductes petits sont généralement transparents, les autres sont blanc laiteux; il en est de même des glandes annexes.

En juillet, les testicules sont petits ou moyens; ils croissent rapidement en août-septembre; en octobre-novembre, ils sont ou totalement développés ou au contraire petits (Crabes qui ne participeront pas à la reproduction et qui mesurent de 35 à 45 mm.).

Le tableau XI nous montre que les Crabes pseudo-adultes doivent être assimilés aux Crabes adultes quant au développement des organes génitaux, ce qui semble prouver que la mue de puberté n'est pas directement dépendante de l'état macroscopique des gonades. Ce tableau exprime enfin que le plein développement n'est pas encore achevé en ce niveau de l'Yser, alors que tous les adultes pris en eau saumâtre, à Gravelines (en octobre ou novembre), possèdent des organes génitaux de grande taille.

A ces faits s'ajoute une capture de Gravelines à 100 m. en amont du port : un mâle de 46 mm. pris le 16 octobre 1945; ce Crabe, aux caractères sexuels secondaires non adultes, possède un appareil génital totalement développé. Il se trouve, à l'époque de la reproduction, dans la zone d'accouplement et ne présente aucune trace de parasitisme. Ce cas est en faveur d'une indépendance des caractères sexuels externes par rapport aux gonades.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES BRACHYOURS. — L'anatomie macroscopique des organes génitaux mûrs a été décrite chez plusieurs Brachyours en d'assez nombreux travaux (H. MILNE-EDWARDS, 1834; BROCCHI, 1875; GROBBEN, 1878; SABATIER, 1893; PEARSON, 1908; BINDFORD, 1913; FASTEN, 1915; MOUCHET, 1931; DELPINO, 1935); les plus importants et les plus précis sont ceux de GROBBEN (1878) et de MOUCHET (1931). Les divergences principales entre l'*Eriocheir* et les autres Brachyours concernent le « pont » qui unit les organes droit et gauche, et la glande annexe.

Parmi les Catométopes, *Pachygrapsus marmoratus* ressemble à l'*Eriocheir sinensis*; son pont testiculaire est abondant et la glande annexe est digitée.

Chez les Cyclométopes, divers types se présentent. Le « pont » peut être de nature totalement testiculaire (*Portunus depurator*, *Eriphia spinifrons*, *Xantho floridus*, *Potamon edulis*), ou bien être de nature testiculaire au centre et de même nature que le spermiducte à ses extrémités (*Pilumnus hirtellus*); enfin, il peut n'y avoir aucune communication entre les organes génitaux droit et gauche (*Carcinus maenas*). Quant à la glande annexe, elle peut manquer totalement (*Portunus depurator*, *Xantho floridus*) ou n'être qu'une portion glandulaire du spermiducte (*Eriphia spinifrons*, *Pilumnus hirtellus*, *Carcinus maenas*).

Chez les Corystoïdes, *Cancer pagurus* présente des testicules bifides, mais il n'y a aucun pont entre les organes génitaux droit et gauche; on ne voit aucune trace de glande annexe.

Chez les Oxyrhynques, on trouve soit un pont testiculaire court et étroit (*Maia squinado*, *Hyas lyratus*, *Oregonia gracilis*), soit un pont court unissant les canaux déférents (*Inachus thoracicus*, *Macropodia rostrata*, *Pisa armata*). La glande annexe est semblable à celle de l'*Eriocheir sinensis* chez *Pisa armata*; les digitations s'insèrent à divers niveaux chez *Inachus thoracicus*; le spermiducte produit des bourgeonnements sur une

partie de sa longueur chez *Maia squinado*, *Hyas lyratus* et *Oregonia gracilis*; la glande annexe manque chez *Eurynome aspera*.

La croissance des organes génitaux n'a pas fait à notre connaissance l'objet d'études antérieures, pas plus que les relations entre ces organes et la mue de puberté.

ORGANES GÉNITAUX FEMELLES

ADULTES. — Les organes génitaux femelles comprennent les ovaires et les oviductes (fig. 29, I).

Les ovaires (o.) sont tubulaires. De nombreux bourgeons latéraux leur donnent la

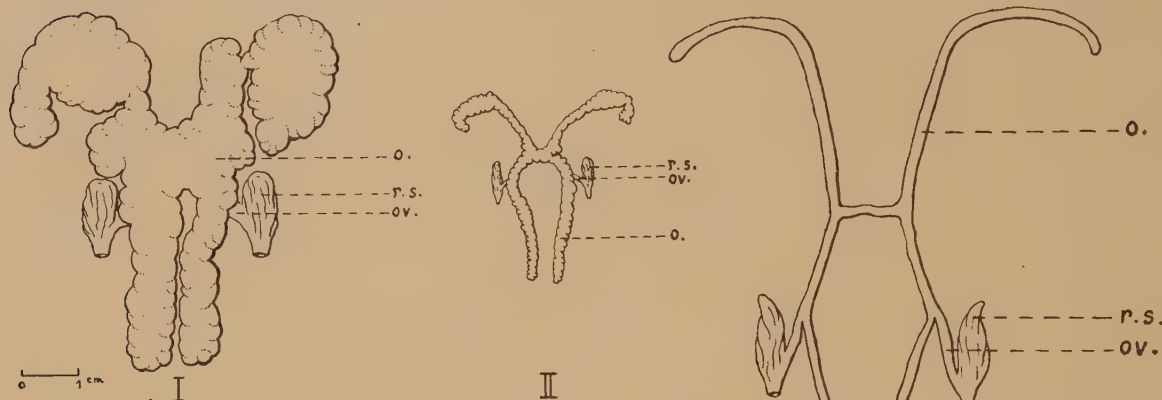


FIG. 29.

FIG. 29. — Organes génitaux femelles. — I. Crabe adulte de 64 mm. o. : ovaire; ov. : oviducte; r. s. : réceptacle séminal. — II. Crabe non adulte de 43 mm. o. : ovaire; ov. : oviducte; r. s. : réceptacle séminal.

FIG. 30. — Organes génitaux femelles (Crabe de 6 mm.). — o. : ovaire; ov. : oviducte; r. s. : réceptacle séminal.



FIG. 30.

forme générale de grappes volumineuses. Ces ovaires sont disposés à la surface de l'hépatopancréas qu'ils masquent presque totalement. Leur coloration est violette ou brun violacé. On distingue trois régions : antérieure, postérieure et moyenne. La région antérieure commence par une sorte de crosse, entre le bord de la carapace et le muscle mandibulaire antérieur; elle longe ensuite l'estomac en se dirigeant vers l'arrière. La région moyenne ou pont central de nature ovarienne unit les deux ovaires; cette partie se situe entre l'estomac et le cœur. La région postérieure est formée par les parties libres des deux ovaires qui longent le cœur en s'insérant également sous celui-ci pour se rapprocher sans se fusionner et se prolonger vers l'arrière jusqu'à l'intérieur du troisième et quelquefois du quatrième somite abdominal.

Les oviductes (ov.) prennent naissance dans le premier tiers des parties postérieures de l'ovaire. Ils mesurent environ 1 cm. de longueur et sont constitués par un tube orienté dorso-ventralement possédant à sa base une poche latérale plissée ou réceptacle

séminal (r. s.) qui contient une petite quantité d'un liquide complètement transparent. L'extrémité ventrale de cet oviducte s'achève en un conduit chitineux et calcifié de 4 mm. de longueur qui aboutit à l'orifice sexuel. Cette extrémité est formée par la paroi cylindrique de l'oviducte dont la face extérieure est fortement calcifiée; le côté opposé reste plus souple, s'invagine et s'accôle à la face interne du précédent. Les muscles vont de l'exo-squelette à la paroi invaginée. Leur contraction peut permettre d'écarter ces deux parties l'une de l'autre pour le passage des œufs et, si la pression n'est pas assez forte, pour la pénétration du sperme.

JEUNES. — Chez la femelle de 4,5 mm., les ovaires en forme de tube cylindrique de 30 microns de diamètre sont totalement transparents. Les régions antérieures ne dépassent pas le muscle mandibulaire; elles sont légèrement renflées et prolongées par un effilement du tissu conjonctif qui en constitue la paroi; mais elles ne présentent pas la forme de crosse; la longueur de cette partie est de 16/10 à 18/10 de mm. de longueur. Les régions postérieures s'achèvent au niveau du premier segment abdominal par un effilement du tissu conjonctif de la paroi; leur longueur est de 12/10 à 14/10 de mm. Les oviductes s'insèrent dans le premier tiers de la région postérieure; le réceptacle séminal n'a pas été vu.

CROISSANCE. — Chez la femelle de 5,5 mm., le tube ovarien augmente de volume (50 à 60 microns de diamètre). A l'oviducte est annexé un réceptacle séminal de forme conique dont l'ouverture s'insère près de la pièce obturante interne en formation.

Chez la femelle de 6 à 7 mm. (fig. 30), le tube ovarien (o.) mesure de 80 à 100 microns de diamètre; quelques légers renflements apparaissent le long de ce tube.

Chez la femelle de 11 mm., le tube ovarien mesure de 150 à 200 microns et les bourgeons se forment en assez grand nombre à l'extrémité antérieure. Les régions antérieures de l'ovaire se sont portées vers l'extérieur et ont pris la forme de crosse. On voit nettement les muscles situés à l'extrémité ventrale de l'oviducte.

Chez la femelle de 18 à 20 mm., le tube ovarien a bourgeonné sur toute sa longueur, mais il demeure toujours transparent; il mesure 250 microns de diamètre et ses bourgeons ont 500 microns à 1 mm. de longueur. En examinant l'ovaire dans le fixateur (formol salé), on distingue nettement la zone bordante de la lumière du tube ovarien.

Chez la femelle de 30 mm., le tube ovarien de 300 microns de diamètre possède des bourgeons plus nombreux; mais l'ensemble demeure toujours transparent.

C'est chez la femelle de 32 à 33 mm. que les ovaires prennent une teinte blanchâtre ou blanc rosé. A partir de cette taille, les organes génitaux femelles peuvent soit rester stationnaires (fig. 29, II), soit s'accroître fortement pour ne plus donner, au delà de 55 à 60 mm., que des femelles à ovaires fortement développés. Au barrage d'Herzeele, nous avons examiné les ovaires de 420 femelles, mesurant de 35 à 66 mm., prises entre les mois de juillet et de novembre. Les ovaires furent classés, comme les testicules, en trois catégories. Le type ovaire grand correspond à la figure 29, I; et le type ovaire petit à la figure 29, II. Le tableau XII résume les résultats :

TABLEAU XII

Stade	Ovaire		
	petit	moyen	grand
Jeunes	140	69	2
Adultes	9	108	92

Les ovaires petits sont transparents ou blanc rosé, les moyens sont blanc rosé, oranges ou brunâtres, et les grands sont oranges, brunâtres, rouge vineux ou violets. En juillet, la plupart des ovaires sont petits; d'août à octobre, on trouve les trois dimensions.

Le tableau XII peut se comparer à celui obtenu chez les mâles pour le testicule; il ne semble pas y avoir liaison étroite entre le développement des caractères sexuels secondaires lors de la mue de puberté et celui des ovaires. La capture en novembre de femelles adultes avec ovaires petits et en début de stade C en est une preuve; il n'y aurait donc pas de rapprochement avec les constatations de PANOUSE (1946) pour la Crevette *Leander serratus*, chez laquelle la croissance ovarienne est liée à l'intermue précédant la ponte.

A Gravelines, les ovaires des femelles adultes sont toujours très développés; aucune exception n'a été constatée; les réceptacles séminaux contiennent un peu de liquide transparent, alors qu'à Herzele, ils sont habituellement vides.

Il n'a pas été signalé de « pseudo-adultes » chez les femelles, car nous avons choisi la longueur des soies bordantes de l'abdomen comme critère de cet état, plutôt que la largeur de cet abdomen couvrant plus ou moins parfaitement le plastron thoracique; or, les soies sont nettement longues ou courtes dans tous les exemplaires examinés. D'ailleurs, les femelles prises à Gravelines ont toujours un abdomen très développé lorsque les soies sont longues, quelle que soit la largeur de l'abdomen.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES BRACHYOURS. — L'anatomie macroscopique de l'appareil femelle est peu étudiée chez les Brachyours. Parmi les Cyclométopes, *Portunus corrugatus* a été décrit par CANO (1891); nous retrouvons l'aspect de l'*Eriocheir sinensis*, quant au pont ovarien et aux oviductes.

Parmi les Corystoïdes, le tourteau étudié en détail par PEARSON (1908) présente, en plus du pont ovarien, une soudure entre les parties postérieures des ovaires.

Parmi les Oxyrhynques, les organes femelles de *Maia*, décrits par H. MILNE-EDWARDS (1834), ressemblent à ceux du tourteau. *Inachus* et *Lambrus*, étudiés par CANO (1891), se rapprochent de *Portunus* et de l'*Eriocheir*.

Nous ne connaissons aucune étude sur la croissance de l'appareil génital des femelles des Brachyours. PEARSON (1908) se contente de dire que les gonades femelles immatures du tourteau sont petites et claires.

II. — Histologie.

TECHNIQUE

La technique est choisie en vue d'un examen histologique général, permettant de suivre la croissance des organes génitaux. Elle comporte à la fois des observations vitales et des examens sur coupes fixées et colorées.

Des observations sont effectuées dans le sang du Crabe soit directement sans coloration, soit avec coloration vitale (vert Janus, rouge neutre), soit dans le vert de méthyle.

Pour les coupes, des prélèvements ont été effectués sur 273 glandes génitales prises à différentes époques de l'année sur des Crabes mesurant de 4, 5 à 80 mm. Ces prélè-

vements ont lieu généralement au moment de la capture; dans quelques cas, ce n'est qu'après plusieurs heures ou même après quelques jours de captivité, ce qui semble sans influence sur l'activité des cellules génitales, comme le prouvent les nombreuses mitoses des coupes correspondantes. C'est aussi le cas d'un mâle de 37 mm. dont tout le développement s'effectua en aquarium (cf. tableau XIII, p. 73). Les fixateurs employés sont le formol salé, le Helly, le Carnoy et le Regaud. Le formol salé (solution de chlorure de sodium à 6 pour 1.000 dans du formol neutre à 10 %) donne d'excellents résultats; la durée minima de la fixation varie de deux à six jours suivant le volume des pièces. Les inclusions d'ovaires mûrs sont difficiles à réussir; la méthode préconisée par BLOCH (1935) (3 bains d'alcool absolu en 18 heures, 3 bains de toluène en 8 heures et 3 bains de paraffine en 24 heures) ne nous a pas apporté de résultats plus nettement satisfaisants que la méthode courante plus rapide employée pour les testicules ou les ovaires jeunes. Les coupes mesurent de 3 à 8 microns d'épaisseur. Les colorants les plus employés sont l'hématoxyline au fer suivie de l'orange G ou de l'éosine très diluée, l'hémalun, la réaction de Feulgen pratiquée d'après la méthode de Verne (1927), la coloration trichrome de Masson (ponceau, fuchsine, vert lumière) et la méthode de Dietrich-Parat avec coloration d'Altmann ou de Kultschitzky.

ORGANES GÉNITAUX MALES

ADULTES. — *Testicule*. — Dans un testicule en pleine activité, nous avons déjà remarqué l'alternance de portions translucides et de portions plus opaques (cf. p. 60); cette différence correspond, à l'examen microscopique, à des régions à spermatogonies ou à spermatocytes dans le premier cas et à spermatides ou à spermatozoïdes dans le second cas. Les diverses phases de la spermatogénèse s'effectuent donc à tous les niveaux du testicule et on trouve fréquemment des spermatozoïdes jusqu'aux extrémités des cornes antérieures. Ce n'est qu'après la fin de la spermiogénèse que les spermatozoïdes circulent librement dans le testicule et se dirigent vers le spermiducte.

Sur une portion vivante de tube testiculaire, on aperçoit généralement une bande longitudinale étroite, superficielle et bien distincte des zones profondes sur lesquelles elle repose. La section transversale du tube (fig. 31) est à peu près circulaire. La bordure est formée par une fine paroi conjonctive avec présence de quelques fibres musculaires; à l'intérieur, on remarque généralement trois zones différemment développées : une zone germinative (a), une zone de transformation (b) et une zone d'évacuation (c). Ces diverses zones sont séparées les unes des autres par de fines travées conjonctives. Nous avons examiné le contenu de ces zones à la fois sur frottis frais, sur pièces *in vivo* et sur coupes fixées.

La zone germinative forme la bande longitudinale étroite qui court le long du tube et demeure toujours accolée à la paroi. Elle se présente sous deux aspects successifs que l'on peut appeler phase de repos et phase d'activité.

Durant la phase de repos, la zone germinative très étroite ne présente en coupe transversale qu'un petit nombre de cellules de deux types différents. Celles du premier type (au nombre de trois dans la figure 31, zone a) sont sphériques, transparentes et volumineuses (diamètre de 15 microns sur le vivant) : ce sont les spermatogonies primaires. Sur le fond homogène, les mitochondries apparaissent massées, pour la plupart,

en forme de croissant dans une zone juxtanucléaire (observation *in vivo* et après coloration Altmann); leur noyau, de forme sphérique (10 à 12 microns de diamètre), contient un nucléole visible sur le vivant et de la chromatine en forme de granules faiblement anastomosés par de fins prolongements et situés à la périphérie du noyau (examens *in vivo* et après réaction de Feulgen). Les cellules du second type sont plus petites que les précédentes (au nombre de 7 dans la figure 31, zone *a*); leur contour est mal défini et leur noyau est allongé avec un pourtour plus ou moins sinueux (longueur d'environ 10 microns); les granules de chromatine, moins nombreux que précédemment, sont plus régulièrement répartis à la périphérie du noyau. Ces cellules qui ne font pas partie de



FIG. 31.

Coupe transversale du tube testiculaire. Mâle adulte (Herzele, 6 octobre 1943). Hématoxyline. — *a* : zone germinative; *b* : zone de transformation; *c* : zone d'évacuation.

la lignée spermatique sont appelées par Fasten (1914) « nutritive cells »; nous leur donnerons l'appellation admise de « cellules nourricières ».

Durant la phase d'activité, les spermatogonies primaires se divisent et donnent naissance à des spermatogonies secondaires qui se divisent elles-mêmes un certain nombre de fois (fig. 34, II sp. 1 et sp. 2). Ces divisions s'effectuent isolément : sur une coupe transversale comportant 60 à 80 spermatogonies primaires et secondaires, il n'apparaît que 5 à 8 métaphases. Les spermatogonies secondaires (au repos ou en division) se reconnaissent à leur taille plus réduite que celle des cellules qui leur ont donné naissance : elles ne dépassent pas 10 à 12 microns; au repos, leur noyau est sphérique. Des cellules nourricières sont insérées au milieu de ces spermatogonies. A la fin de cette phase, une fine membrane conjonctive sépare les deux sortes de spermatogonies : les primaires reforment l'étroite bande accolée au bord du tube et les secondaires donnent naissance à la seconde zone.

Il est intéressant de signaler que la phase de repos correspond à la pleine activité dans la zone de transformation, alors que la phase d'activité coïncide avec la fin de la

spermiogénèse dans la seconde zone, ou avec le passage des spermatozoïdes dans la troisième zone.

La zone de transformation comporte les trois phases suivantes : accroissement, maturation et spermiogénèse. On peut observer *in vivo*, sur une longueur de tube testiculaire de 3 à 4 mm., la succession de ces phases; mais toutes les cellules d'une même section transversale du tube sont au même stade (métaphase des spermatocytes I sur la figure 31, zone *b*).

La phase d'accroissement se caractérise par la juxtaposition serrée des auxocytes aux contours polyédriques avec noyaux atteignant 8 à 10 microns. La durée de cette phase est relativement longue. Lorsqu'elle s'achève, le spermatocyte évoluera rapidement jusqu'à la formation des spermatides.

La phase de maturation se reconnaît dès ses débuts, car les spermatocytes I sont en prophase. On observe facilement le stade leptotène (filaments chromosomiques très fins et gros nucléole); puis, à la fin de la prophase, la présence des tétrades. C'est à partir de la prophase que les cellules nourricières se rassemblent sur la bordure de la zone de transformation. A la métaphase des spermatocytes I (fig. 31, *b*), la plaque équatoriale mesure, *in vivo*, 10 à 11 microns de diamètre; le fuseau achromatique, les deux centrosomes et les chromosomes apparaissent en observation post-vitale; les chromosomes ont la forme de sphérules ou de courts bâtonnets (fig. 34, II, *m*) de 0,5 à 1 micron. La numération des chromosomes est rendue difficile par les connexions subsistant entre certains d'entre eux. De l'examen de plus de 20 plaques équatoriales choisies parmi les plus nettes, il ressort que le nombre haploïde se place entre 46 et 48, ce qui correspond donc à un total de 92 à 96 chromosomes pour cette espèce. Rien ne révèle la présence d'un hétéro-chromosome : il n'y a pas de différence d'aspect, ni de différence dans la rapidité d'ascension vers les pôles, comme l'indique NIJYAMA (1937) pour l'*Eriocheir japonicus*. Les spermatocytes II se divisent dès qu'ils sont formés. A la métaphase, la plaque équatoriale mesure *in vivo* 7 à 8 microns de diamètre et se différencie donc de la métaphase des spermatocytes I. Les spermatides sont de très petites dimensions (7 à 8 microns avec un noyau de 5 microns). Leur noyau est clair avec quelques granules chromatiques relativement volumineux et avec un gros nucléole.

La phase de spermiogénèse est assez lente. Dans le cytoplasme de la spermatide (fig. 32, *a* et *b*), l'Altmann met en évidence des mitochondries dispersées (*a*, *m.*) et un gros granule coloré en rouge (*a*, *g.*). Le noyau (*a*, *n.*) est presque uniformément coloré par le Feulgen, mais il laisse apparaître une grande vacuole (*a*, *v.*). Ce noyau s'applique à l'un des pôles de la cellule contre la paroi et prend la forme de croissant (*b*, *n.*), puis de calotte creuse contre laquelle est accolé le gros granule (*b*, *g.*) coloré à l'Altmann; on voit quelques petits granules rouges sur les bords de cette calotte. Les cellules nourricières se retrouvent le long des parois du tube testiculaire où elles deviennent volumineuses et probablement sécrétrices; les spermies proches de la maturation passent dans un liquide interstitiel vraisemblablement formé par les rejets de portions cytoplasmiques des spermies elles-mêmes et par les sécrétions des cellules nourricières.

La zone d'évacuation (fig. 31, *c*) est plus ou moins remplie par des spermatozoïdes morphologiquement mûrs qui progressent vers le spermiducte grâce à la contraction des fibres musculaires de la paroi. Le spermatozoïde mûr observé *in vivo*, et dans le contenu même du testicule (fig. 33), a une forme de coupe. Sa largeur est de 5 microns et sa

hauteur de 3,5 à 4 microns. La coupe comporte deux parois : la paroi interne (de nature chromatique prenant le Feulgen) et la paroi externe. La substance contenue entre les deux parois est sans doute de nature cytoplasmique. Le dessus de la coupe est couvert d'une fine membrane légèrement épaissie en son centre; cet épaississement est dénommé « opercule » par plusieurs auteurs. Sous cet opercule, il existe un anneau épais, réfringent, fuchsinophile, qui semble formé par le gros granule de la spermatide. Sur le bord supérieur de la coupe, s'insèrent plusieurs prolongements cytoplasmiques filiformes (généralement 6 à 8) de 6 à 7 microns de longueur; ils sont visibles sur le vivant et non sur coupes fixées. A la base de ces prolongements, on voit un petit granule fuchsinophile

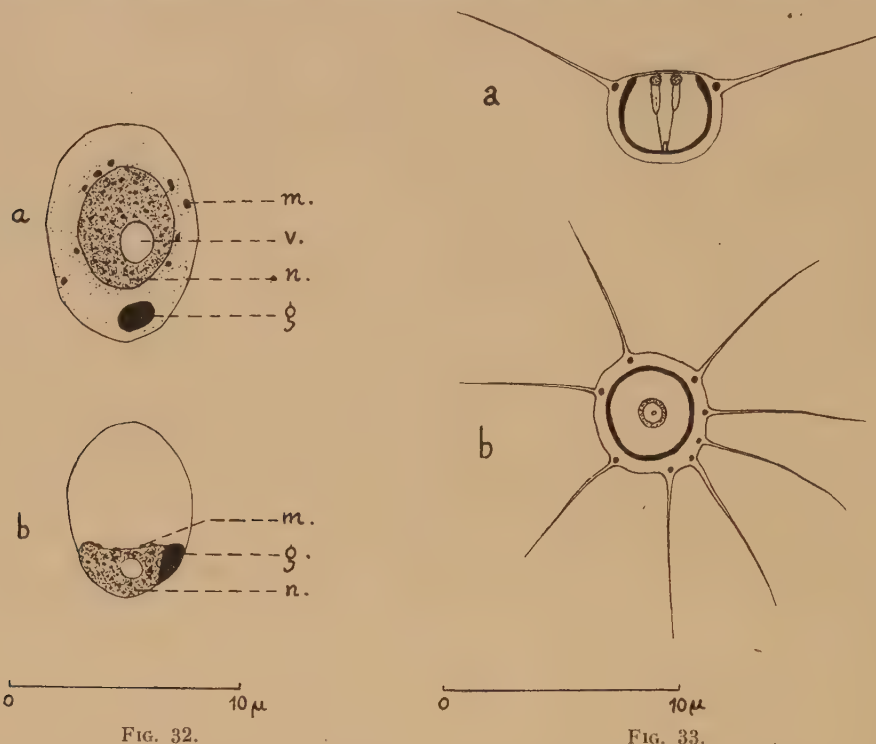


FIG. 32. — Spermatides (ALTMANN). — *a*. Avant transformation. — *b*. En cours de transformation. — *n.* : noyau; *v.* : vacuole; *m.* : mitochondrie; *g.* : granule fuchsinophile.

FIG. 33. — Spermatozoïde, mûr, pris dans le réceptacle séminal femelle (d'après observation *in vivo* et après coloration). — *a*. Vu en coupe. — *b*. Vu de dessus.

probablement mitochondrial. Au fond de la coupe apparaît un court bâtonnet également fuchsinophile; c'est, selon plusieurs auteurs, le « percuteur ». La cavité interne du spermatozoïde est divisée en deux parties par un tube central légèrement conique qui traverse toute la cellule; sa paroi est très fine dans la moitié inférieure et épaisse dans la moitié supérieure. Une substance transparente remplit l'intérieur de ce tube et l'espace compris entre ce tube et la coupe nucléaire.

Spermiducte. — L'extrémité antérieure du spermiducte prolonge le tube testiculaire et présente une fine paroi conjonctivo-musculaire doublée intérieurement d'un épithélium sécréteur; le canal du spermiducte est dans le prolongement de la lumière du tube testiculaire.

Dans la partie antérieure du spermiducte, les fibres musculaires superficielles sont transversales ou obliques; sur une portion vivante de cette région, on observe facilement, au microscope, les mouvements péristaltiques réguliers qui causent la progression du sperme. La couche interne de cellules glandulaires est régulièrement disposée sur une seule rangée; le cytoplasme de ces cellules est abondant et riche en vacuoles du côté interne; les noyaux sont allongés et parfois multilobés. Cette couche sécrète probablement la coque des spermatophores et le liquide avec gouttelettes réfringentes grasses dans lequel baigneront ces spermatophores. Dans le canal, les spermatozoïdes avancent d'abord en une masse continue qui commence à se fragmenter vers la quinzième anse pour donner ensuite naissance aux spermatophores sphériques ou ovoïdes mesurant généralement de 150 à 250 microns.

FIG. 34. — Coupe transversale du tube testiculaire. Hématoxyline. — I. Mâle de 6 mm. (Gravelines, 4 octobre 1942). *sp.* : spermatogonie; *c. n.* : cellules nourricières; *c. c.* : cellule conjonctive de la paroi. — II. Mâle de 13 mm. (Gravelines, 31 août 1942). *sp. 1* : spermatogonie primaire; *sp. 2* : spermatogonie secondaire; *m.* : métaphase spermatogoniale.



Dans sa partie moyenne, le spermiducte à peine replié sur lui-même devient très volumineux et renferme une réserve de spermatophores. Sa paroi dilatée et fragile se déchire facilement; elle est toujours formée par deux assises concentriques de cellules qui prolongent celles de la partie antérieure; l'assise glandulaire est cependant moins épaisse. Le liquide est principalement formé dans les digitations de la glande annexe qui présente, elle aussi, les couches musculaire et glandulaire. Les spermatophores pénètrent parfois à l'extrémité proximale de ces digitations.

La partie postérieure du spermiducte est étroite; elle présente également les deux assises superposées des parois : la couche musculaire est devenue épaisse, la couche épithéliale reste très fine. La lumière du canal est étroite; elle renferme un peu de sécrétion, mais habituellement pas de spermatophores.

JEUNES. — Un montage sur lame de la glande sexuelle *in toto*, ainsi que des coupes, permettent de décrire l'état cellulaire chez le mâle de 6 mm.

Dans une coupe transversale du tube testiculaire (fig. 34, I), on distingue une

couche circulaire externe conjonctive (c. c.), avec noyaux plats et allongés et des cellules de deux types différents qui sont dispersées dans la lumière du tube. Sur une même coupe, on ne trouve qu'une à deux cellules à noyaux sphériques volumineux, clairs avec granules chromatiques (sp.) : ce sont des spermatogonies primaires; on voit également quelques cellules à noyaux plus petits, allongés et aux contours irréguliers (c. n.) : ce sont probablement des cellules nourricières.

Le spermiducte se distingue facilement du testicule, car il possède deux couches concentriques : cellules conjonctives externes (couche mince) et cellules épithéliales internes (couche épaisse); l'étroit canal est vide d'éléments cellulaires. Ces deux couches se retrouvent avec le même aspect dans la glande annexe dont les ramifications ressemblent plus à des acini qu'à des digitations.

DIFFÉRENCIATION AU COURS DE LA CROISSANCE. — Le tableau XIII résume l'activité des organes génitaux chez des Crabes dont les tailles varient de 6 à 80 mm. La légende de ce tableau est la suivante : « G » : Gravelines, « H » : Herzelee, « B » : Bergues, « j » : Crabe non adulte, « a » : Crabe adulte, « r » : Crabe adulte en remontée vers l'eau douce, « P » : tube testiculaire plein, « D » : cellules en division, « R » : rare, « C » : commun, « CC » : très abondant.

Chez le Crabe de 11 mm., le testicule est histologiquement semblable à celui du Crabe de 6 mm.; seule la couche interne du spermiducte augmente d'épaisseur.

C'est chez le Crabe de 13 mm. (fig. 34, II) que l'on observe les premières métaphases spermatogoniales (m.); les spermatogonies primaires (sp. 1) se distinguent par leur taille des spermatogonies secondaires (sp. 2); ces dernières constituent une masse importante et dense nettement séparée des cellules-mères. Sur la figure 34, II, on voit trois métaphases spermatogoniales secondaires. Le spermiducte est formé d'une couche musculaire bien apparente et d'une couche glandulaire fonctionnelle : la lumière du canal est remplie d'une substance granuleuse.

Chez certains Crabes de 19 mm., le testicule contient des spermatogonies primaires, des spermatogonies secondaires, des auxocytes et des spermatozoïdes. Chez l'un de ces Crabes, ces spermatozoïdes sont abondants dans la lumière du tube testiculaire et descendent en petit nombre dans le spermiducte (Crabe capturé à Gravelines, le 15 février 1943). Chez le Crabe de 22 mm., les spermatozoïdes sont assez nombreux dans les portions antérieure et moyenne du spermiducte. C'est chez le Crabe de 27 mm. qu'apparaissent les spermatophores et l'abondante sécrétion avec ses volumineuses gouttelettes dans le spermiducte et dans la glande annexe. Chez les Crabes de plus grande taille, les différences dans l'activité des glandes ne sont plus que d'ordre quantitatif.

Cependant, un problème spécial à l'*Eriocheir sinensis* se pose : c'est celui de l'état des glandes génitales chez les Crabes qui remontent en eau douce après la période de reproduction. Parmi ces Crabes adultes pris au printemps ou en été à l'écluse de chasse de Gravelines, les plus jeunes présentent nettement, en mai ou en juin, les signes d'une activité génitale avec divisions cellulaires et spermiogénèse. Chez d'autres Crabes de taille moyenne, on remarque des phénomènes de phagocytose dans quelques portions du tube testiculaire, mais ceci se retrouve parfois à la même époque chez de jeunes Crabes capturés à Herzelee. Chez les *Eriocheir* de grande taille qui sont toujours moins vigoureux, les glandes génitales ne présentent plus de signes d'activité et les phéno-

TABLEAU XIII. — Etat microscopique des organes génitaux en fonction de la taille.

Taille	Lieu	Date	Stade	Aspect	Spermatogonies	Spermatogonies II	Auxocytes	Spermatocytes I en division	Spermatocytes II en division	Spermatides en transformation	Spermatozoïdes	Spermiducte : sécrétion	Spermiducte : spermatozoïdes ou spermatozoïdes
6	G	4-10-42		1/4 P		O	O	O	O	O	O	O	O
6	G	21-12-42		1/4 P		O	O	O	O	O	O	O	O
7	G	22-10-43		1/4 P		O	O	O	O	O	O	O	O
8,75	G	4-10-42		1/4 P		O	O	O	O	O	O	O	O
9	G	24-12-41		1/4 P		O	O	O	O	O	O	O	O
11	G	19- 9-42		1/4 P		O	O	O	O	O	O	O	O
13	G	31- 8-42		P		C	C	O	O	O	O	O	O
16	G	29- 8-42		P	D	C	C	O	O	O	O	R	O
19	G	21-12-42		1/2 P		C	C	O	O	O	O	O	O
19	G	15- 2-43		P		C	C	O	O	O	O	O	O
19	G	3- 7-43		1/4 P		R	R	O	O	O	O	O	R
19,5	H	12- 6-44		1/4 P		R	R	O	O	O	O	O	O
20,5	H	12- 6-44		1/2 P		C	C	O	O	O	O	O	O
21	H	23- 3-43		1/4 P		R	R	O	O	O	O	O	O
22	G	14- 2-43		1/4 P		C	C	O	O	O	O	R	O
22	H	19- 7-43		1/4 P		C	C	O	O	O	O	R	O
24	H	27- 7-42		P		R	R	O	O	O	O	R	O
26	H	12- 6-44		3/4 P	D	C	D	R	R	C	O	R	R
27	H	24- 3-43		1/4 P		R	R	O	O	O	O	C	C
27	H	24- 3-43		1/4 P		C	D	R	O	O	O	C	C
31	H	6- 8-42		P	D	CC	D	CC	R	R	CC	C	CC
32,5	H	27- 3-44		1/4 P		R	R	O	O	O	O	C	O
34	G	5-45		P		C	C	C	C	CC	R	CC	O
34,5	G	28- 5-45		1/4 P	D	C	D	O	O	O	O	CC	O
36	H	16-10-43		P	D	C	D	R	C	CC	C	CC	CC
37		24-11-43		3/4 P		C	D	R	C	CC	CC	CC	CC
38	H	2-11-43		3/4 P		C	C	R	C	O	CC	CC	CC
38	H	23-10-45		3/4 P		C	C	C	O	C	CC	CC	CC
39	G	13- 2-43		1/2 P	D	C	D	CC	O	O	O	CC	CC
40	H	22- 5-44		1/2 P		C	D	C	O	O	O	CC	CC
41	G	11- 6-43		1/2 P	D	C	D	C	R	C	R	↓	↓
43,5	H	12- 6-44		P		CC	D	CC	R	O	R		
45	H	2- 8-43		P		R	D	C	R	O	CC		
46,5	H	23-10-44	a	1/2 P		CC	D	C	C	CC	R		
47,5	H	23-10-44	a	3/4 P		C	D	R	C	CC	C		
48	H	2-11-43	a	3/4 P		R	R	C	C	CC	C		
49	H	6-10-43	a	1/4 P		R		O	O	C	R		
50,5	H	6-10-43	a	P		R	CC	C	C	CC	R		
50,5		27- 2-45	a	1/2 P		CC		CC	O	O	C		
51	H	3- 9-43		P		CC	D	CC	O	O	CC	CC	
55	H	2- 8-43	a	P		C	D	CC	O	O	CC	C	
55	H	31- 8-43	a	P		C	D	CC	O	O	CC	R	
55	H	7-10-43	a	3/4 P		C	D	CC	O	O	CC	C	
57	B	26- 8-43		3/4 P		C	D	CC	C	C	CC	C	
58	G	16- 2-45	a	1/4 P		R		R	O	O	O	O	
59	B	1- 9-43	j	P	D	R	D	CC	C	C	CC	CC	
59,5	G	12- 4-45	a	1/4 P		R		R	O	O	O	R	
60	G	13-11-45	a	3/4 P		R	D	CC	O	O	CC	CC	
61	H	23- 7-42		3/4 P		C		CC	O	O	CC	R	
67	G	10- 6-43	r	1/4 P		CC	D	O	O	O	O	C	
67	G	31-10-45	a	1/2 P		R		CC	C	C	CC	CC	
70	B	16- 8-43	a	1/2 P		C		CC	C	C	CC	CC	
75	G	28- 5-45	r	1/2 P		R		R	O	O	O	R	
78	B	5-10-42		3/4 P		C	D	CC	C	C	CC	CC	
80	B	27- 8-42		1/2 P		C	D	C	O	O	CC	CC	

mènes de phagocytose plus ou moins avancés se généralisent. Dans certains cas, les cellules nourricières pénètrent dans la zone de croissance, les limites cellulaires des auxocytes disparaissent et les noyaux des cellules reproductrices se désagrègent avec morcellement de la chromatine nucléaire en très petits granules et disparition de la membrane nucléaire. D'après ces observations, l'*Eriocheir sinensis* mâle participerait au moins à deux périodes reproductrices successives.

RELATIONS DE L'ACTIVITÉ GÉNITALE AVEC LES MUES ET LES SAISONS. — *Mues normales.*
— L'état des glandes génitales au cours des étapes successives du cycle de la mue (A, B, C, D) figure dans le tableau XIV.

TABLEAU XIV. — Etat microscopique des organes génitaux en fonction de la mue.

Étape de la mue	Taille	Lieu	Date	Stade	Aspect	Spermatogonies I	Spermatogonies II	Auxocytes	Spermatocytes I en division	Spermatocytes II en division	Spermatides en transformation	Spermatozoïdes
A1	55	H	31- 8-43	a	P		C D	CC	O	O	CC	R
B2	70	B	16- 8-43	a	1/2 P		C	CC	C	C	CC	CC
C1	46,5	H	23-10-44	a	1/2 P		CC D	C	C	C	CC	R
C1	47,5	H	23-10-44	a	3/4 P		C D	R	C	C	CC	C
C1	55	H	2- 8-43	a	P		C D	CC	O	O	CC	C
C2	55	H	7-10-43	a	3/4 P		C D	CC	O	O	CC	C
C2	49	H	6-10-43	j	1/4 P		R	O	O	O	C	R
C2	50,5	H	6-10-43	a	P		R	CC	C	C	CC	O
C3	40	H	22- 5-44	j	1/2 P		C D	C	C	O	O	O
D1	51	H	3- 9-43		P		CC D	CC	O	O	CC	CC
D3	43,5	H	12- 6-44	j	P		CC D	CC	R	O	R	R
D3	57	B	26- 8-43		3/4 P		C D	CC	C	C	CC	C
D4 A1	26	H	12- 6-44	j	3/4 P	D	C D	C	R	R	C	R

Une simple lecture des examens histologiques prouve l'interdépendance totale entre les divisions des cellules sexuelles ou les transformations des spermatides et les mues (malgré la période de jeûne qui encadre la mue elle-même). Il nous a même été possible de capturer à Herzelee, le 12 juin 1944, un Crabe de 26 mm. au moment où il abandonnait son exuvie : la glande génitale était en pleine activité.

Mue de puberté. — Les spermatozoïdes sont formés chez des Crabes de 19 mm. et l'ensemble des glandes génitales présente toutes les caractéristiques adultes dès la taille de 27 mm.; il n'y a donc pas de relation directe entre la formation des spermatozoïdes ou la constitution des spermatophores et la mue de puberté.

Saisons. — Il existe un cycle génital testiculaire pour tous les Crabes d'une taille supérieure à 19 mm. Il est mis en évidence dans le tableau XV.

Le cycle génital comporte un maximum d'activité au début ou au milieu de l'automne et un minimum en hiver : les tubes testiculaires présentent des cellules en activité dès l'été, mais principalement en septembre, en octobre et au début de novembre, alors que ces tubes sont presque vides en hiver. Le tableau permet des précisions plus grandes : les divisions des spermatogonies et la présence des auxocytes ont été observées, quels que soient les mois de capture (février-novembre); les divisions des spermatocytes suivies de la spermiogénèse ne commencent qu'en mai pour se poursuivre encore en novembre. On peut conclure de ceci que l'activité génitale cyclique des Crabes d'une taille supérieure à 19 mm. (mais n'ayant pas encore atteint la mue de puberté) ne diffère que quantitativement de celle des crabes adultes.

L'activité du spermiducte semble se poursuivre durant toute l'année avec des variations d'intensité lors de l'arrivée des spermatozoïdes dans sa partie antérieure.

Milieu de vie. — En comparant les lieux de capture du tableau XIII, on ne remarque aucune différence appréciable entre les Crabes pris en eau douce à Herzelee, ou en eau saumâtre à Gravelines.

TABLEAU XV. — Etat microscopique des organes génitaux en fonction des saisons.

Epoque de l'année	Taille	Année	Lieu	Stade	Aspect	Spermatogonies I	Spermatogonies II	Auxocytes	Spermatocytes I en division	Spermatocytes II en division	Spermatides en transformation	Spermatozoïdes
13- 2	39	1943	G	j	1/2 P	D	C D	CC	O	O	O	CC
14- 2	22	1943	G	j	1/4 P		C	O	O	O	O	C
15- 2	19	1943	G	j	P		C	R	O	O	O	C
23- 3	21	1943	H	j	1/4 P		R	R	O	O	O	R
24- 3	27	1943	H	j	1/4 P		R	R	O	O	O	R
24- 3	27	1943	H	j	1/4 P		C D	R	O	O	O	C
27- 3	32,5	1944	H	j	1/4 P		R	R	O	O	O	R
22- 5	40	1944	H	j	1/2 P		C D	C	C	O	O	O
12- 6	26	1944	H	j	3/4 P	D	C D	C	C	R	C	R
12- 6	43,5	1944	H	j	P		CC D	CC	R	O	R	R
23- 7	61	1942	H	j	3/4 P		C	CC	O	O	CC	R
2- 8	45	1943	H	j a	P		R D	C	R	O	CC	R
2- 8	55	1943	H	j a	P		C D	CC	O	O	CC	C
6- 8	31	1942	H	j a	P	D	CC D	CC	R	R	CC	C
16- 8	70	1943	B	j a	1/2 P		C	CC	C	C	CC	CC
26- 8	57	1943	B	j	3/4 P		C D	CC	C	C	CC	C
27- 8	80	1942	B	j	1/2 P		C D	C	O	O	CC	CC
1- 9	59	1943	B	j	P	D	R D	CC	C	C	CC	CC
3- 9	51	1943	H	j	P		CC D	CC	O	O	CC	CC
5-10	78	1942	B	j	3/4 P		C D	CC	C	C	CC	CC
16-10	36	1943	H	j	P	D	C D	C	R	C	CC	C
23-10	38	1945	H	j a	3/4 P		C	C	C	O	C	CC
23-10	46,5	1944	H	j a	1/2 P		CC D	C	C	C	CC	R
23-10	47,5	1944	H	j a	3/4 P		C D	R	C	C	CC	C
31-10	67	1945	G	a	1/2 P		R	CC	C	C	CC	CC
2-11	48	1943	H	a	3/4 P		R	R	C	C	CC	C
13-11	60	1945	G	a	3/4 P		R D	CC	O	O	CC	CC

NOTE SUR L'EXPLOSION DES SPERMATOZOÏDES. — KAMPS (1937) prétend que l'eau saumâtre d'une salinité supérieure à 8 pour 1.000 permet l'éclatement des spermatozoïdes de *Eriocheir sinensis*, et il y découvre une preuve de l'influence de l'eau saumâtre avant la fécondation. La description du phénomène de l'explosion permettra d'en étudier les conditions.

Pour observer lentement les diverses phases de l'explosion, on examine des spermatozoïdes libres pris dans le testicule ou dans le réceptacle séminal, et on amène progressivement de l'eau distillée entre lame et lamelle sur la platine du microscope. Comme cette observation exige l'objectif $\times 100$ à immersion, il faut veiller à ne pas écraser les spermatozoïdes entre lame et lamelle, ce qui peut provoquer des éclatements rapides.

On peut diviser les phénomènes de l'explosion en trois parties ou phases successives. La figure 35 présente des coupes schématiques des spermatozoïdes au cours des phases successives. C'est d'abord la phase de gonflement (phase A) : la paroi externe de la coupe se distend, celle qui couvre cette coupe reste accolée à la région de l'anneau par son opercule. C'est ensuite la première éjection (phase B) : la membrane cellulaire, dans sa partie située au-dessus de la coupe, se détache brusquement de l'anneau gras-seux qui se dilate et forme une excroissance plus ou moins sphérique emplie d'une partie du contenu intérieur du spermatozoïde, probablement le contenu du cylindre central qui devient filiforme; l'opercule se retrouve au pôle supérieur de cette excroissance. Le spermatozoïde gonfle et l'excroissance ne forme plus avec la membrane entourant la coupe nucléaire qu'une seule sphère au milieu de laquelle sont maintenus la coupe, la tige centrale, le percuteur et l'anneau dilaté. C'est enfin la seconde éjection (phase C) :

la membrane cellulaire éclate au niveau de l'opercule ou dans son voisinage, la tige centrale et le percuteur s'éjectent en passant par le milieu de l'anneau, qui reprend à peu

près ses dimensions primitives, et emmènent dans leur mouvement la base de la calotte nucléaire qui se rassemble ainsi dans la région de l'anneau, comme le prouve la réaction de Feulgen. On retrouve le percuteur coloré en rouge par l'Altmann à l'extrémité apicale de la tige centrale. La membrane qui entourait la coupe nucléaire demeure dans la même position que chez le spermatozoïde mûr, mais elle est plus distendue.

Les conditions de l'explosion sont étudiées avec l'eau de mer naturelle plus ou moins mélangée d'eau distillée et avec des dissolutions diverses de chlorure de sodium. La salinité de l'eau de mer, fraîchement prélevée, est toujours dosée par le nitrate d'argent et exprimée en grammes de chlorure de sodium par litre.

Le tableau XVI donne les trois principaux résultats obtenus dans des eaux de mer à concentration décroissante, en opérant chaque fois avec un nouveau prélèvement de spermatozoïdes. Le n° I du tableau correspond à des spermatozoïdes libres pris dans le réceptacle séminal d'une femelle de 55 mm. capturée à Gravelines (eau salée) le 16 novembre 1944. Le n° II correspond à des spermatozoïdes encore enfermés dans les spermatophores pris dans le spermiducte d'un mâle de 64 mm. capturé à Gravelines (eau salée) le même jour. Le n° III correspond à des spermatozoïdes également enfermés dans les spermatophores pris dans un mâle adulte de 40 mm., capturé à Herzelee (eau douce) le 9 novembre 1944.

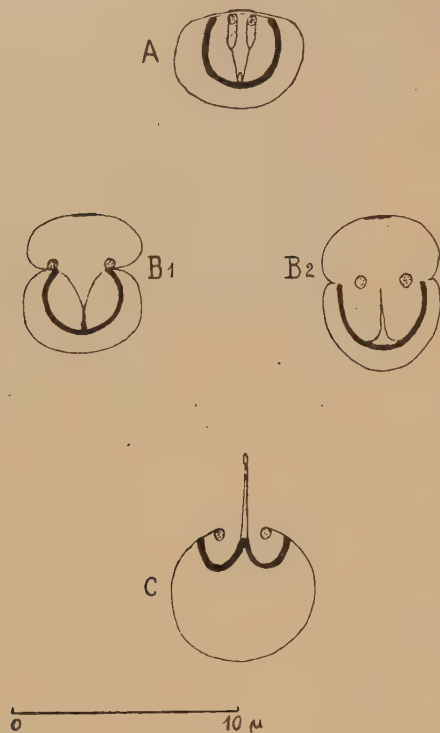


FIG. 35. — Schémas de l'explosion des spermatozoïdes. — A. Phase A. — B1 et B2. Phase B. — C. Phase C.

TABEAU XVI

Salinité (gr. par litre)	Etat des spermatozoïdes		
	I	II	III
70	Légère contraction.	Légère contraction.	Légère contraction.
32	Normal.	Normal.	Normal.
20	Normal.	Normal.	Normal.
10	Normal.	Normal.	Normal.
7,5	Phase A, quelques phases B.	Normal.	Normal.
6	Phase B.	Phase A.	Normal.
5	Phase B.	Phase A, quelques phases B.	Phase A et phase B.
4	Phase B.	Phase B, quelques phases A.	Phase A et phase B.
2,5	Phase B, quelques phases C.	Phase B, quelques phases C.	Phase B, quelques phases C.
1,75	Phase C, quelques phases B.	Phase C, quelques phases B.	Phase C.
1	Phase C.	Phase C.	Phase C.
0	Phase C.	Phase C.	Phase C.

Des résultats identiques ont été obtenus avec de l'eau de mer synthétique. Il n'en est pas de même pour les solutions de chlorure de sodium. Nous donnons, dans le tableau XVII, les résultats qui correspondent à des spermatozoïdes enfermés dans des spermatophores chez un mâle de 49 mm. capturé à Gravelines (eau salée) le 3 novembre 1944.

A la suite de ces essais, on constate que l'eau de mer doit être très diluée pour provoquer l'éclatement des spermatozoïdes, qu'il n'y a pas de différence appréciable entre des Crabes pris en eau salée et en eau douce, mais qu'il y a une légère différence pour les phases A et B entre des spermatozoïdes libres et des spermatozoïdes emprisonnés dans les spermatophores. Le chlorure de sodium donne des résultats analogues avec des solutions plus faibles que celles de l'eau de mer. Un autre fait mérite d'être cité : après avoir mis en contact des spermatozoïdes avec du formol salé durant quelques minutes, on constate que ces spermatozoïdes mis dans l'eau distillée gonflent (phase A), mais sans qu'aucun éclatement ne s'ensuive ; la phase A ne serait peut-être que mécanique, et les phases B et C à la fois mécaniques et physiologiques.

TABLEAU XVII

ClNa (gr. par litre)	Etat des spermatozoïdes
10	Normal.
7,5	Normal.
5	Normal.
2,5	Phase B.
1,75	Phase B, quelques phases C.
1	Phase B, quelques phases C.
0,5	Phase C, quelques phases B.
0	Phase C.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES BRACHYOURS. — L'histologie de la glande génitale mâle a fait l'objet de nombreuses études chez les Décapodes; nous nous limiterons presque exclusivement aux recherches concernant les Brachyours.

Pour la description générale de la spermatogénèse, le premier travail qui mérite d'être signalé est celui de GROBBEN (1878); il étudie la bande germinale, les divisions cellulaires et la formation des spermatozoïdes de nombreuses espèces. Parmi les autres travaux anciens, citons GILSON (1885), SABATIER (1893), KOLTZOFF (1904, 1906), RETZIUS (1909), mais les techniques employées provoquent souvent des observations inexactes ou des interprétations discutables. C'est avec BINDFORD (1913) qu'apparaît un travail précis sur l'histologie du testicule de *Menippe mercenaria*. Les nombreux travaux de FASTEN (1914, 1917, 1918, 1924, 1926) dont le premier concerne un Macroure, mais les quatre autres des Brachyours (quatre espèces de *Cancer* et *Lophopanopeus bellus*), détaillent les phases de la spermatogénèse et abordent la formation du « chromatoid body ». Des travaux ultérieurs décrivent la spermatogénèse en insistant le plus souvent sur la spermiogénèse et la constitution du spermatozoïde : NATH (1933) pour *Paratelphusa spinigera*, NIYAMA (1934) pour *Paralithodes camtschatica*, DELPINO (1935) pour *Potamon edulis*, BLOCH (1935) pour plusieurs espèces de Brachyours, NIYAMA (1937) pour *Plagusia dentipes* et *Eriocheir japonicus*, WORLEY (1939) pour *Libinia emarginata*. Ces divers travaux nous ont aidé par leur technique et par leurs observations histologiques; nous n'aborderons pas ici les discussions cytologiques auxquelles ils pourraient entraîner, ce qui sortirait du cadre que nous nous sommes fixé.

Le nombre diploïde des chromosomes est élevé chez les Brachyours : 120 chez *Cancer magister* (FASTEN, 1918), 116 chez *Cancer productus*, 112 chez *Cancer oregonensis*, 104 chez *Cancer gracilis* (FASTEN, 1924), 208 chez *Paralithodes camtschatica* (NIYAMA, 1934), 50 à 56 chez *Menippe mercenaria* (BINDFORD, 1913), 78 chez *Potamon edulis* (DELPINO, 1935), 106 chez *Plagusia dentipes* et 148 chez *Eriocheir japonicus*

(NIHAMA, 1937). Ce dernier chiffre est nettement différent de ceux que nous avons trouvé pour l'*Eriocheir sinensis*; c'est ce qui constitue l'argument le plus décisif en faveur de la distinction spécifique entre ces deux Crabes voisins.

La présence d'un hétérochromosome est remarquée dans certaines espèces, en particulier chez *Potamon edulis* (DELPINO, 1935), *Plagusia dentipes* et *Eriocheir japonicus* (NIHAMA, 1937), alors qu'il est absent chez d'autres Crabes. Ici encore, les deux espèces d'*Eriocheir* se différencient puisqu'il n'apparaît pas de chromosome sexuel chez *Eriocheir sinensis*.

Le spermatozoïde de l'*Eriocheir sinensis* a fait l'objet d'une première description par PANNING (1933). C'était un spermatozoïde observé en eau de mer; il présentait la forme d'un clou dû sans doute à un éclatement accidentel, suivi de contraction par l'eau de mer. PETERS (1938) cite les observations originales du Docteur GÖNNERT d'après des examens *in vivo*; les différences avec nos observations se limitent à des détails de proportions (espace entre la membrane et le noyau, forme du cylindre central).

D'après BLOCH (1935), le nombre des rayons des spermatozoïdes permettrait de distinguer les Brachyours des autres Décapodes et, chez les Brachyours, les Oxyrhynques avec cinq épines des autres groupes avec trois rayons. Le cas de l'*Eriocheir sinensis*, avec ses six à huit filaments et les formes à nombre variable de rayons décrites par FASTEN (1918, 1921, 1924, 1926) chez *Cancer magister*, *Lophopanopeus bellus*, *Cancer gracilis*, ne correspondent pas à ces vues.

L'histologie du spermiducte a été étudiée par GROBBEN (1878), GILSON (1886), BINDFORD (1913), FASTEN (1917). Ce dernier travail décrit trois couches concentriques de cellules comme constituant de ce tube. MOUCHET (1930) indique trois modes de fragmentation du sperme chez les Brachyours; l'*Eriocheir sinensis* se rapporte au premier mode, c'est-à-dire que le diamètre du canal déférent est supérieur au diamètre des spermatophores. HAMON (1941) pense que la sécrétion du spermiducte, chez les Pagures, serait continue, mais avec production accrue au moment de la reproduction : c'est ce qui semble probable chez le Crabe chinois.

Sur la croissance de la glande génitale des Décapodes ou sur les modifications de l'activité des cellules génitales, il n'existe pas, à notre connaissance, de recherches précises antérieures.

L'étude de l'explosion des spermatozoïdes a été sommairement abordée par LABBÉ (1904) chez *Maia squinado*; KOLTZOFF (1906) décrit en détail l'explosion des spermies de Décapodes et conclut à l'existence de résultats identiques pour des solutions isotoniques. RETZIUS (1909) figure la dévagination des spermies chez plusieurs Brachyours. FASTEN (1918, 1921) obtient, chez *Cancer magister*, ce que nous appelons la phase C avec des concentrations de nitrate de potassium au 1/16 de molécule, et avec des liquides de macérations ovariennes. SUSAETA (1926) aboutit, d'après ses dessins, à notre phase B pour des concentrations de 0,5 à 1 % de chlorure de sodium et 0,07 pour 1.000 d'acide oxalique. WORLEY (1939) décrit clairement le résultat de l'explosion (phase C). De ces travaux et de nos recherches sur l'éclatement des spermies, il ressort que l'explosion peut être obtenue par frottement (constatable entre lame et lamelle), par abaissement de pression osmotique et par action de certaines substances; mais, en aucun cas, une eau de mer de salinité supérieure à 8 pour 1.000 n'entraîne l'éjection.

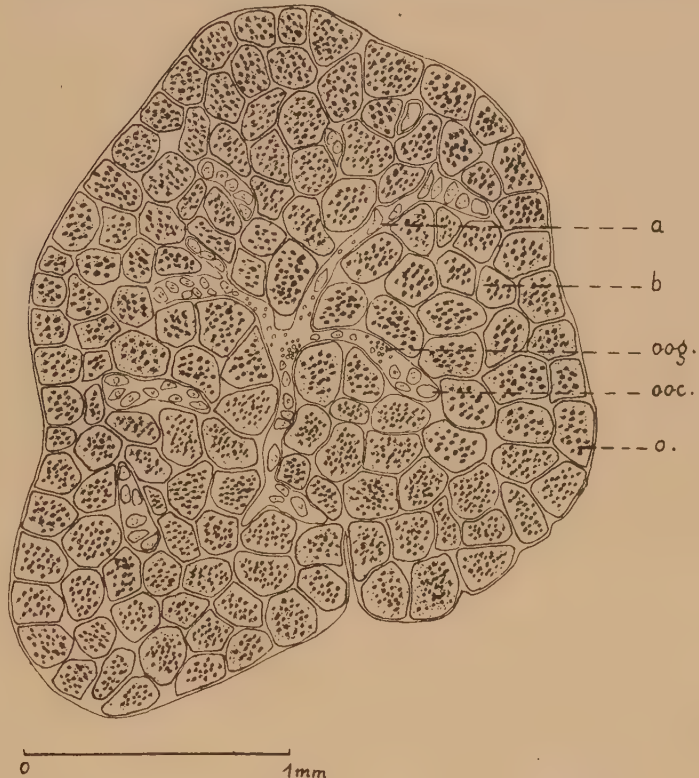
ORGANES GÉNITAUX FEMELLES

ADULTES. — *Ovaire*. — GÖNNERT (in PETERS, 1938) présente très sommairement la coupe de l'ovaire d'*Eriocheir sinensis* à propos de la pluralité des pontes.

L'examen *in vivo* est gêné par la présence des volumineux ovules mûrs qui cachent totalement les oocytes en croissance et les oogonies disposées à l'intérieur de l'ovaire (fig. 36). En conséquence, la description histologique de la glande mûre correspondra principalement à des coupes transversales d'ovaires de femelles capturées à Gravelines

FIG. 36.

Coupe transversale d'une portion d'ovaire mûr. Femelle de 65 mm. (Gravelines, 6 novembre 1943). Hématoxyline.
— *a* : zone centrale; *b* : zone périphérique; *oog.* : groupe oogonial; *ooc.* : oocyte en croissance; *o.* : oocyte mûr.



au début de novembre. L'ovaire est limité par une fine paroi conjonctive fréquemment déchirée sur les coupes. Cette paroi borde tous les diverticules du tube ovarien qui sont fortement serrés les uns contre les autres, ce qui donne dans certains cas l'impression d'une pénétration de la paroi conjonctive à l'intérieur de l'ovaire.

L'ovaire proprement dit (fig. 36) comprend deux zones d'inégale importance, séparées par une paroi conjonctive discontinue. La zone centrale (*a*) renferme des oogonies (*oog.*) et des oocytes (*ooc.*) en début de croissance; la zone périphérique (*b*) très volumineuse (les 9/10 de l'ensemble) contient des oocytes mûrs.

Dans la zone centrale, les oogonies et les jeunes oocytes sont groupés en une bande étroite dont l'aspect diffère de celui de la bande spermatogonale du testicule, car elle émet des ramifications qui pénètrent dans les divers diverticules de l'ovaire (fig. 36, *a*). Ces oogonies (fig. 37, *oog.*) sont généralement disposées au voisinage d'un vaisseau sanguin ou d'une lacune. Du côté opposé à cette région riche en cellules sanguines éosi-

nophiles (*c. e*) et basophiles (*c. b.*), les jeunes oocytes (*ooc.*) sont rangés en arc de cercle, d'autant plus éloignés des oogonies qu'ils ont été plus anciennement formés. Les bandes oogoniales comprennent des oogonies soit primaires (*oog. 1*), soit secondaires (*oog. 2*). Les premières sont les plus volumineuses (on en voit cinq sur la figure 37); leur contour est sphérique et leur noyau mesure, après fixation, environ 10 microns de diamètre (les noyaux des spermatogonies primaires mesurent dans les mêmes conditions 8 à 10 microns); les secondes (*oog. 2*) sont plus petites, leur contour est plutôt polygonal, car les cellules formées demeurent accolées les unes aux autres. Dans toutes ces oogonies, le cytoplasme est très dense; les mitochondries se groupent principalement en croissant près du noyau; le noyau lui-même, sphérique, est clair; les petits granules

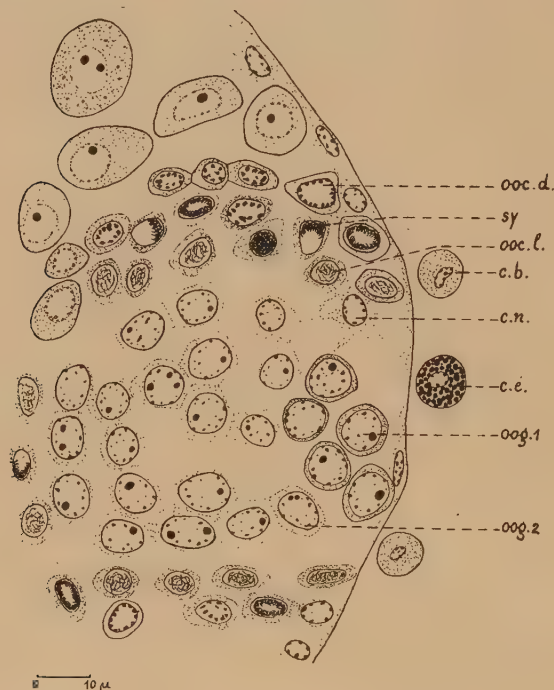


FIG. 37.

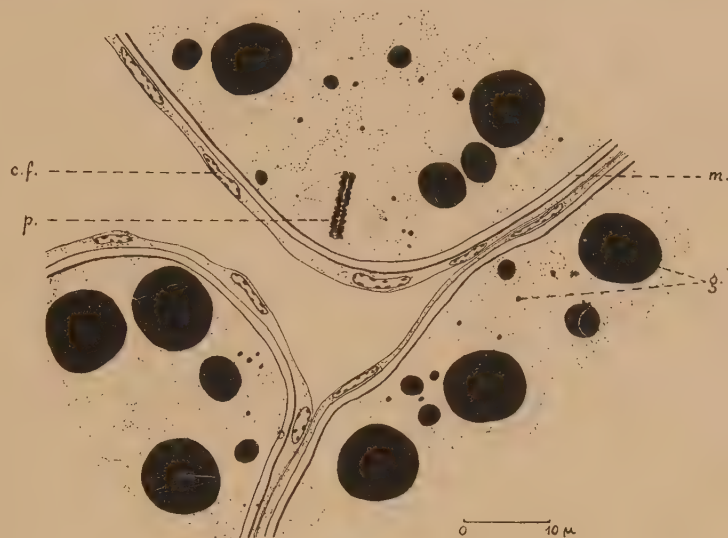
Coupe transversale d'une portion de zone centrale d'ovaire. Femelle de 60 mm.; après la ponte (Gravelines, 11 octobre 1943). Hématoxyline. — *oog. 1*: oogonies primaires; *oog. 2*: oogonies secondaires; *ooc. l.*: stade leptotène; *ooc. d.*: stade, diplotène; *sy.*: synizesis; *c. n.*: cellule nourricière; *c. b.*: cellule sanguine basophile; *c. é.*: cellule sanguine éosinophile.

chromatiques colorés par le FEULGEN ressemblent à ceux des spermatogonies et se trouvent également, pour la plupart, à la périphérie du noyau; le nucléole est volumineux. On ne rencontre que peu d'oogonies en mitose, et toujours en métaphase dont l'aspect est semblable aux métaphases spermatogoniales. Quelques cellules semblables à celles des glandes mâles que nous appellerons cellules nourricières (*c. n.*) sont souvent dispersées à l'intérieur des groupes d'oogonies. Les jeunes oocytes qui entourent les oogonies présentent divers aspects. Les plus récemment formés sont au stade leptotène (*ooc. l.*); les longs filaments chromatiques sont parfois groupés à l'un des pôles du noyau (synizesis) (*sy.*). Dans d'autres oocytes plus avancés, on voit les tétrades du stade diplotène disposées régulièrement à la périphérie du noyau (*ooc. d.*). C'est à partir de ce stade que l'oocyte croît d'une manière sensible, jusqu'à une taille qui ne dépasse pas 100 microns de diamètre dans cette zone centrale. Dans de tels oocytes, le vitellus blanc rosé sur le vivant renferme de petits globules graisseux de 1 à 2 microns; le noyau mesure de 20 à 23 microns, sa bordure est parfois échancrée avec vacuoles situées à

la jonction noyau-cytoplasme (peut-être émissions nucléaires). Ce noyau comporte à la périphérie de petits granules sidérophiles non colorables par le Feulgen, et en son centre un ou deux nucléoles sidérophiles quelquefois vacuolisés, ainsi qu'un gros nucléole éosinophile. Les cellules nourricières peu nombreuses se trouvent entre les jeunes oocytes (fig. 37, *c. n.*).

La seconde zone qui constitue la majeure partie de l'ovaire est formée par les oocytes mûrs (fig. 36, *o.*). Ces cellules mesurent 250 à 330 microns après fixation, selon la compression plus ou moins forte de l'ovaire. Sur le vivant, elles mesurent le plus souvent de 330 à 350 microns et leur coloration est violette ou rouge violacé. La membrane de ces oocytes (fig. 38, *m.*) est épaisse de 1 à 2 microns. Le vitellus contient des gouttelettes à la fois sidérophiles et éosinophiles (*g.*), de nature probablement lipidique,

FIG. 38.
Division de maturation.
Femelle de 65 mm.
(Gravelines, 6 novembre
1943). Hématoxyline. —
m. : membrane de l'oo-
cyte; *g.* : inclusions si-
dérophiles; *p.* : plaque
équatoriale; *c. f.* : cel-
lule folliculaire.



mesurant de 2 à 20 microns de diamètre. Le noyau n'est plus au centre de la cellule, mais il a émigré vers la périphérie où s'effectue la première division de maturation. La plaque équatoriale de cette mitose (*p.*) se trouve contre la membrane cellulaire et mesure de 8 à 9 microns de diamètre; on voit déjà les deux groupes de chromosomes qui s'écartent les uns des autres. Le fuseau est court (11 à 12 microns de longueur); les centrosomes sont bien visibles. Les cellules folliculaires (*c. f.*) entourent les oocytes mûrs à la manière d'une paroi continue appliquée contre la membrane cellulaire; leurs noyaux sont eux-mêmes aplatis et très allongés; ils se rapprochent de l'aspect des noyaux conjonctifs de la paroi ovarienne. Entre ces oocytes mûrs, circulent des vaisseaux sanguins contenant des cellules éosinophiles et des cellules basophiles.

Réceptacle séminal et oviducte. — Le réceptacle séminal est formé par une fine paroi conjonctive semblable à celle de l'ovaire et par une couche interne de cellules abondamment vacuolisées dont les noyaux sont plus allongés que ceux des cellules nourricières. Ces cellules sécrètent probablement la petite quantité de liquide avec inclusions en fines aiguilles contenu dans le réceptacle séminal avant la fécondation.

Le court oviducte contient dans sa partie antérieure des ovules mûrs et sa paroi

TABLEAU XVIII. — Etat microscopique des ovaires en fonction de la taille (suite).

Taille	Lieu	Date	Stade	Oogonies	Oocytes (s. leptotène)	Oocytes (s. diplotène)	Oocytes en croissance	Oocytes grande taille
45,5	H	14-10-44	j	C	R	C	C 30- 40 C 60- 80	O
45,5	H	23-10-44	a	R	R	C	C 30- 40 C 130	O
46	H	23-10-44		C	O	RR	C 30- 40 C 75- 95	O
46,5	H	15-11-43	a	C	R	C	C 30- 35 C 60- 75	O
47	H	8- 9-42	a	C D	R	C	C 40	CC 200-225
47	H	14-10-44	a	C	RR	R	C 40 CC 130	O
47	H	27- 2-45	a	R	R	R	C 40	CC 300
47,5	H	19-11-43	a	R D	R	R	C 35- 40	CC 225
47,5	H	28-10-44	a	C D	R	C	C 40- 60	CC 180-200
48	H	2-11-43	a	C D	R	CC	CC 75- 95	O
48,5	H	24- 8-44	a	C	R	C	C 30 CC 130	O
49	G	16- 2-45	a	C	O	CC	CC 60- 70	O
50	H	4- 8-42		C D	R	O	C 20- 30 CC 45- 60	O
50	H	6-10-43	j	C	C	CC	CC 60- 80	O
50	H	30- 7-44	a	C D	R	CC	C 60- 70	O
50	H	24- 8-44	a	C	R	C	C 20- 40 CC 150-170	O
51	G	1- 7-42	r	R	O	O	C 100	O
51,5	H	21- 7-44	a	C	C	CC	CC 80	O
51,5	H	27- 2-45	a	O	O	R	R 40	CC 220-230
52	H	9- 9-42		C D	O	C	R 40	CC 160-190
52	H	7-10-42		R	O	R	R 45	CC 180-200
52	H	30-10-44	a	R	O	R	R 35- 40	CC 200-220
52,5	H	19-11-43	a	C	C	CC	CC 60- 80	O
53	H	9-11-42		C	R	R	C 40	CC 200-210
53	G	5-11-43		C	R	C	C 25 CC 70-100	O
53,5	H	2-11-43	j	R	O	O	R 35	CC 200
54	G	20- 4-43	r	R	O	O	R 35- 40	CC 260-280
54	G	11- 6-43	r	R	O	R	R 60	CC 200-225
54	G	28-12-44	a	C	R	C	C 65	O
55	G	29-12-44	a	C	R	C	C 80	R 240
56	G	12- 5-42	r	C	R	R	C 30- 35	C 250-270
56	G	12- 5-42	r	C	O	C	C 40	C 160
56	H	25- 7-42		C D	C	CC	CC 40	O
58	G	9- 6-43	r	C	O	C	C 90-110	O
58,5	G	17-11-43	a	C	O	C	C 30 C 80	O
59	G	20- 4-42	r	R	O	R	C 30- 40	C 250-270
59,5	H	6-10-43	j	RR	O	O	R 60	CC 260-280
60	G	11-11-43	a	C	C	C	C 70- 90	O
62	G	17- 2-45	a	RR	O	O	C 40- 50	CC 230
62	G	31-10-45	a	R	O	R	C 80	CC 250
63	B	1- 9-43		RR	O	O	C 40	CC 160-180
64	B	23- 8-43		C D	C	C	CC 70	O
65	H	7- 9-42		CC	R	C	C 30-100	C 200-220
65	G	20- 4-43	r	R	O	O	C 20- 30	CC 210
65	G	6-11-43	a	RR	O	O	R 40	CC 250-300
65	G	8-11-43	a	C	R	C	C 80-100	O
67	G	17-11-43	a	C	O	C	C 40	C 130-160
69	G	20- 4-43	r	RR	O	O	C 40- 60	CC 250-270
70,5	G	17- 2-45	a	RR	O	O	C 20 CC 150-180	O
71	G	31-10-42		RR	O	O	C 40- 60	C 300
73	B	5-10-42		RR	O	O	C 30- 50	CC 200-225

Chez le Crabe de 7 mm., les oogonies demeurent au centre de l'ovaire, mais la plupart des cellules nourricières sont disposées contre la paroi conjonctive et semblent y

former une couche épithéliale. Le réceptacle séminal et l'oviducte ne présentent pas de différences histologiques importantes avec ceux de l'adulte.

Chez une femelle de 8 mm., nous avons observé les premières divisions des oogonies. Chez le Crabe de 13 mm., on voit les premiers oocytes aux stades leptotène ou diplotène.

La femelle de 16 mm. présente toutes les caractéristiques de l'ovaire en cours de croissance. La figure 39 montre un tel ovaire en coupe longitudinale. A la périphérie, il y a une zone d'oocytes en période d'accroissement mesurant de 20 à 40 microns (*ooc.*), ainsi que de nombreuses cellules nourricières (*c. n.*). Dans le centre, les oogonies (*oog.*) et les jeunes oocytes à différents stades (stade leptotène [*ooc. l.*], stade diplotène [*ooc. d.*]) baignent dans une substance granuleuse indivise (*m. g.*) qui laisse apparaître des noyaux d'oocytes en cours de croissance plus ou moins digérés, et des noyaux de cellules nourri-

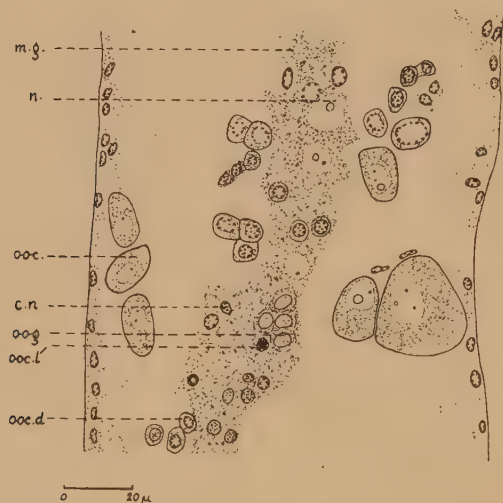


FIG. 39.

Coupe longitudinale d'ovaire. Femelle de 16 mm. (Gravelines, 29 décembre 1944). Hématoxyline. — *oog.* : oogonies; *ooc. l.* : stade leptotène; *ooc. d.* : stade diplotène; *ooc.* : période de grand accroissement; *m. g.* : masse granuleuse centrale; *n.* : noyau d'oocyte partiellement phagocyté; *c. n.* : cellule nourricière.

cières (*c. n.*). Cette masse granuleuse est formée par des oocytes partiellement phagocytés, ce qui prouve une phase d'involution chez des Crabs de cette taille.

Chez les femelles de plus grande taille, la seule différence histologique importante par rapport au Crabe de 16 mm. concerne la dimension des oocytes en croissance qui atteignent la maturité exceptionnellement chez des Crabs d'environ 31 mm., normalement chez des Crabs d'une taille supérieure à 40 mm. C'est habituellement chez des Crabs de 30 mm. que les oocytes commencent à croître; ils ont un diamètre de 30 à 50 microns. C'est généralement lorsque le diamètre des oocytes dépasse 100 microns que les cellules folliculaires constituent une paroi enveloppante, ce qui facilite probablement une croissance plus rapide.

Après la ponte, les ovaires sont partiellement ou totalement vidés de leurs oocytes de grande taille. La paroi conjonctive est fortement plissée. L'ovaire contient les oocytes en cours de croissance de 60 à 80 microns, dont certains sont en début de phagocytose. Celle-ci est effectuée par un très grand nombre de cellules nourricières à noyaux ovales (cellules qui proviennent probablement des couches entourant les oocytes pondus) et par de nombreuses cellules sanguines; les bandes oogoniales sont entourées parfois de très jeunes oocytes aux stades leptotène et diplotène (fig. 39).

Lors de la remontée des adultes vers l'eau douce, au printemps qui suit la ponte, les ovaires présentent des aspects divers. C'est ce que GÖNNERT (*in* PANNING, 1938) avait brièvement signalé après la capture dans l'Elbe de quelques femelles. A Gravelines, certains ovaires sont remplis d'oocytes de grande taille avec noyau central, sans aucun signe de dégénérescence. Beaucoup contiennent des oocytes de 70 à 80 microns de longueur sans phagocytes, ainsi que de nombreuses cellules nourricières et des globules sanguins. D'autres enfin, présentent des signes plus ou moins avancés de dégénérescence; dans certains cas, on trouve de gros oocytes dans lesquels ont pénétré les cellules folliculaires et dont le contenu s'est plus ou moins morcelé en un certain nombre de gouttelettes ou de « plages », comme le représente la figure 40. Dans le premier cas (fig. 40, I), il s'agit d'un début de phagocytose : augmentation du volume nucléaire des cellules folliculaires (*c. f.*); résorption partielle de la membrane ovulaire (*m.*); formation de « plages »

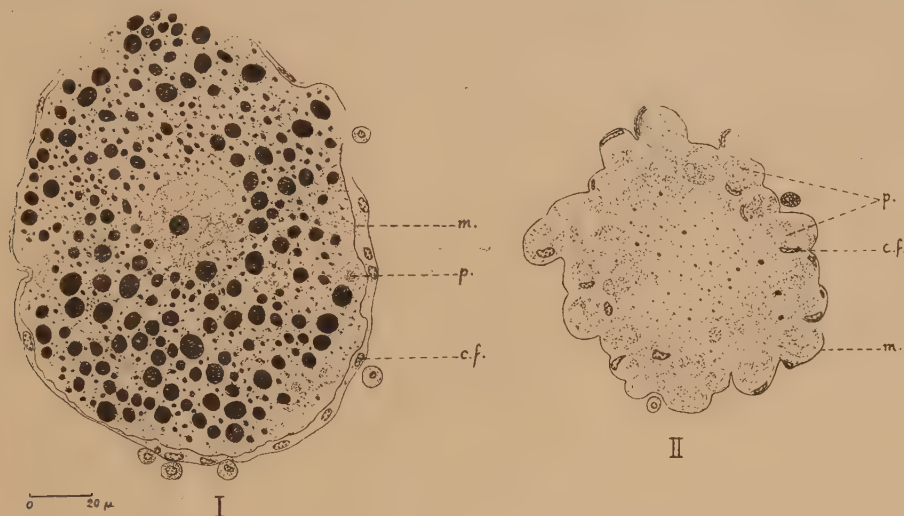


FIG. 40. — Coupe d'un ovule de grande taille en début de phagocytose. Hématoxyline. — I. Femelle de 56 mm. (Gravelines, 12 mai 1942). *m.* : membrane ovulaire; *p.* : plage; *c. f.* : cellule folliculaire. — II. Femelle de 56 mm. (Gravelines, 12 mai 1942). *m.* : membrane ovulaire; *p.* : plage; *f.* : noyau de cellule folliculaire.

périphériques (*p.*). Dans le second cas (fig. 40, II), la phagocytose est très avancée; les cellules folliculaires (*c. f.*) ont pénétré dans l'ovule; les « plages » (*p.*) sont nombreuses; seule la masse centrale de l'ovule reste indivise, mais ses grosses inclusions se sont déjà résorbées. Dans d'autres cas, l'involution va jusqu'à la fusion des oocytes de grande taille en une masse unique. C'est dans les ovaires non dégénérés ou faiblement atteints par la phagocytose qu'il a été observé des oogonies en division et des oocytes aux stades leptotène ou diplotène. C'est donc une reprise d'activité de la glande génitale. De ces observations, il ressort que beaucoup de femelles peuvent participer au moins à une seconde période reproductrice; PANNING avait lui-même émis cette hypothèse en 1938, comme nous l'avons déjà signalé (cf. p. 41).

RELATIONS DE L'ACTIVITÉ GÉNITALE AVEC LES MUES ET LES SAISONS. — *Mues normales.* — Il est difficile d'étudier la relation entre les mues et l'activité génitale, car cette dernière se caractérise malaisément. Cependant, le tableau XIX montre que l'activité mitotique ne semble pas modifiée par la proximité des mues, puisque l'on trouve des oogonies

en division, ou au moins de jeunes oocytes au stade leptotène, durant la plupart des étapes du cycle de la mue. D'autre part, il semble que l'accroissement des oocytes s'opère durant la fin de l'étape C.

TABLEAU XIX. — Etat microscopique des ovaires en fonction de la mue.

Etape de la mue	Taille	Lieu	Date	Stade	Oogonies	Oocytes (s. leptotène)	Oocytes (s. diplotène)	Oocytes en croissance	Oocytes grande taille
A1	64	B	23- 8-43		C D	C	C	CC 70	O
A2	50	H	30- 7-44	a	C D	R	CC	C 60- 70	O
C1	42,5	H	14-10-44	a	R	R	R	C 60- 80	O
								C 90-120	
C1	45,5	H	1- 9-44	a	C D	C	C	C 80	O
C2	40,5	H	12- 6-44	j	C D	R	O	C 25- 30	O
C2	42	H	6-10-43	a	C	C	R	C 100	O
C2	45,5	H	14-10-44	j	C	R	C	C 30- 40	O
								C 60- 80	
C3	43	H	31- 8-44	a	C D	R	CC	C 70	O
C3	47,5	H	19-11-43	a	R D	R	R	C 35- 40	CC 225
C4	47,5	H	28-10-44	a	C D	R	C	C 40- 60	CC 180-200
C4	48	H	2-11-43	a	C D	R	CC	CC 75- 95	O
D4 A1	38	H	27- 7-44	j	C	R	R	C 35- 55	O

Mue de puberté. — Parmi les captures d'Herzeele de fin octobre ou du début de novembre, c'est-à-dire durant la période de reproduction, les femelles possèdent généralement des oocytes de grande taille ou supérieurs à 100 microns et les femelles non adultes des oocytes ne dépassant pas 70 à 80 microns. Cependant, il existe des exceptions qui figurent au tableau XVIII. On a capturé à Herzeele des femelles de type non adulte de 53,5 à 59,5 mm. en intermue (stade C4) qui présentaient des oocytes de grande taille; nous ne savons pas si de telles femelles peuvent être fécondées, mais nous ne l'avons jamais observé nous-même à Gravelines. D'autre part, on a pris, à la même époque, une femelle adulte de 52,5 mm. dont les plus gros oocytes mesuraient 60 à 80 microns : ni le Crabe ni l'ovaire ne présentaient de signe de dégénérescence.

Il n'y a donc pas de liaison étroite entre la mue de puberté et la croissance des oocytes, mais il est certain que les oocytes d'une taille supérieure à 100 microns ne se trouvent généralement, en automne, que chez les femelles ayant effectué la mue de puberté.

Saisons. — Les mitoses des oogonies ont été observées durant tous les mois de capture (février à décembre), comme le montre le tableau XX, mais les oocytes jeunes sont plus nombreux au printemps et en été que durant les autres saisons.

Il n'existe pas de cycle annuel ovarien semblable à celui qui a été décrit chez les mâles, mais l'automne et l'hiver correspondent souvent à une involution des oocytes les plus grands chez les Crabes adultes ou jeunes supérieurs à 15 mm. Certains oocytes âgés quittent la périphérie pour se rassembler au centre de l'ovaire : les limites cellulaires disparaissent, le cytoplasme des diverses cellules forme une masse indivise pénétrée par les cellules nutritives, et cette masse voisine avec les groupes d'oogonies ou avec les jeunes oocytes (aspect semblable à celui de la figure 39); les noyaux des cellules phagocytées demeurent longtemps visibles et permettent d'identifier facilement ces traînées cyto-

TABLEAU XX. — Etat microscopique des ovaires en fonction des saisons.

Époque de l'année	Taille	Année	Lieu	Stade	Oogonies	Oocytes (s. leptotène)	Oocytes (s. diplotène)	Oocytes en croissance	Oocytes grande taille
14- 2	29	1943	G	j	C D	C	C	C 15- 18	O
27- 3	29	1944	H	j	C	RR	C	C 15- 18	O
28- 5	36	1945	G	r	R D	O	R	C 15- 20	C 160-200
								C 30- 50	
11- 6	25	1943	G	j	C D	C	C	O	O
12- 6	40,5	1944	H	j	C D	R	O	C 25- 30	O
2- 8	33	1943	H	j	C D	C	C	C 40- 50	O
24- 8	50	1944	H	a	C	R	C	C 20- 40	O
								CC 150-170	
8- 9	47	1942	H	a	C D	R	C	C 40	CC 200-225
10- 9	41	1942	H	j	C D	C	C	C 50- 70	O
3-10	43,5	1944	H	a	R	O	O	C 40- 60	C 200
28-10	47,5	1944	H	a	C D	R	C	C 40- 60	CC 180-200
15-11	42,5	1943	H	a	C D	R	CC	C 80-100	O
19-11	47,5	1943	H	a	R D	R	R	C 35- 40	CC 225
29-12	16	1944	G	j	C D	R	C	C 20- 40	O
29-12	23	1944	G	j	R	R	C	CC 20	O

plasmiques. Ces observations prouvent donc un certain cycle génital annuel incomplet chez les jeunes femelles inaptes à la reproduction.

Milieu de vie. — Les ovaires examinés en fin octobre ou au début de novembre, chez les femelles adultes, sont différents suivant le lieu de capture, Bergues ou Herzele (eau douce) d'une part, et Gravelines (eau saumâtre) d'autre part. Ils sont mûrs dans cette dernière station, où l'on observe les gros oocytes en métaphase de la première mitose de maturation (cf. fig. 38). Ce stade n'a pas été découvert dans les captures d'eau douce durant la même époque, ni dans deux femelles adultes conservées dans l'Yser, en eau douce, de novembre 1944 au 27 février 1945. D'après ces observations, la vie du Crabe en eau saumâtre, qui ne peut influencer la transformation des spermies, faciliterait la maturation des gros oocytes.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES DÉCAPODES. — L'histologie de la glande génitale femelle fut peu étudiée chez les Brachyours; c'est pourquoi les travaux les plus importants chez les autres Décapodes méritent d'être signalés.

Chez les Brachyours, CANO (1891) a sommairement décrit l'ovaire d'*Eriphia*, d'*Ilia*, de *Maia*, de *Pisa*; il signale la différence des couches tissulaires externe ou conjonctive et interne ou épithéliale. Chez les jeunes *Carcinus maenas*, HARVEY (1931) note la présence d'un « syncitium ». On peut se demander si ce ne serait pas une masse d'involution des oocytes les plus gros, comme il a été observé chez l'*Eriocheir sinensis*. HARVEY s'attache principalement à l'étude des mitochondries groupées à l'un des pôles du noyau dans les oogonies ou dans les jeunes oocytes, ainsi qu'à celle du noyau, des mitochondries et du vitellus dans les gros oocytes. BHATIA et NATH (1931) s'attachent à des recherches purement cytologiques (mitochondries, appareil de Golgi) sur les ovaires de *Paratelphusa spinigera*.

Chez les Macroours, HERRICK (1895, 1909), dans ses importantes monographies sur *Homarus americanus*, décrit l'histologie de l'ovaire; les jeunes oocytes en occupent l'axe et les plus âgés se trouvent près de la paroi formée d'une double couche conjonctive et épithéliale glandulaire.

Chez les Anomoures, les ovaires des Pagures ont été l'objet des recherches de SUBRAMAMIAM (1934), BLOCH (1935), KRAINSKA (1938), CARAYON (1941). La zone germinative est formée d'une bande longitudinale accolée à la paroi latérale interne. Chez *Eupagurus prideauxi*, KRAINSKA décrit trois zones (indifférenciée, oocytes jeunes, oocytes adultes); mais CARAYON n'a pas retrouvé la zone indifférenciée chez les adultes de cette espèce; il s'agit peut-être d'une zone d'involution des oocytes. Dans la période qui précède immédiatement la ponte, les oocytes de *Menippe mercenaria* (BINFORD, 1913) sont en mitose de maturation. C'est également ce que l'on constate chez *Homarus americanus* (HERRICK, 1895) et chez *Eupagurus prideauxi* (BLOCH, 1935); les observations faites chez l'*Eriocheir sinensis* sont en plein accord avec ces vues.

Nous n'avons pas connaissance de travaux histologiques sur la croissance de l'ovaire chez les Brachyours. Chez *Homarus americanus*, HERRICK (1895, 1909) décrit brièvement des stades embryonnaires ou larvaires (avec les deux types de cellules comme chez les très jeunes *Eriocheir*), puis les jeunes homards de 11 cm. de longueur qui ne diffèrent des adultes que par la taille des oocytes. Chez un Pagure, *Clibanarius misanthropus*, CARAYON remarque que les jeunes femelles de 6 à 9 mm. ont des cellules sexuelles primordiales à l'intérieur d'une paroi analogue à celle des femelles adultes; puis il découvre, chez les femelles de 10 à 15 mm., les deux zones internes, l'une à petites cellules, l'autre à oocytes en croissance. Les observations sur la croissance de l'*Eriocheir sinensis* rejoignent en grande partie ces vues.

Les modifications de l'activité des cellules génitales avec les mues n'ont pas été étudiées chez les Décapodes.

Les relations entre cette activité et les saisons ont été observées chez les Pagures par BLOCH (*Diogenes pugilator*) et par CARAYON (*Clibanarius misanthropus*); le seul point de comparaison possible est celui de la phagocytose qui, selon CARAYON, atteint les oocytes les plus âgés durant la période d'inactivité génitale et s'opère par les cellules folliculaires ou par les lymphocytes. CARAYON observa un phénomène semblable chez deux

Brachyours, *Pilumnus hirtellus* et *Carcinus maenas*. La dégénérescence ovarienne avait été précédemment décrite par PÉREZ (1933, 1934) chez des *Macropodia rostrata* sacculinés; l'involution s'opère de la même manière chez l'*Eriocheir sinensis*, mais elle est moins accentuée que chez les *Macropodia* sacculinés.

HERMAPHRODISME

Parmi l'ensemble des coupes examinées, un cas d'hermaphrodisme peu accentué a été observé chez un *Eriocheir sinensis* mâle de 55 mm. capturé en eau douce, à Herzelee,



FIG. 41. — Portion de testicule avec ovule. Mâle de 55 mm. (Herzelee, 2 août 1943). Hématoxyline. — z. g. : zone germinative; z. t. : zone de transformation; p. : paroi; o. : oocyte; aux. : auxocyte.

le 2 août 1943. Le Crabe est normal et ne présente aucun signe apparent de parasitisme; la glande sexuelle mâle semble également normale; c'est à l'examen microscopique de ce

testicule en pleine activité que se révèle la présence d'oocytes en cours de croissance mesurant de 30 à 60 microns (fig. 41). Il n'y a qu'un seul oocyte (o.) par coupe transversale du tube testiculaire : il est placé près de la paroi entre la zone germinative (z. g.) et la zone de transformation (z. t.). Il n'y a pas de très jeunes oocytes aux stades leptotène ou diplotène.

Chez l'*Eriocheir japonicus* mâle sacculiné, OKADA et MIYASHITA (1935) figurent des coupes de glandes hermaphrodites dans lesquelles les oocytes sont nombreux et à différents stades de développement.

RÉSUMÉ

MORPHOLOGIE. — Chez les Crabes mûrs, les organes génitaux mâles sont formés de deux testicules (tubes très fins abondamment repliés sur eux-mêmes) unis par un pont de même nature et prolongés par deux spermiductes munis de glandes annexes volumineuses. Chez les jeunes de 6 mm., ces diverses parties se retrouvent très simplifiées (tubes presque rectilignes). C'est à partir de 7 à 9 mm. que les premières anses du testicule et du spermiducte sont formées. Ces anses se multiplieront jusqu'au stade adulte. De 27 à 32 mm., les testicules antérieurement transparents deviennent demi-blanchâtres; les spermiductes et glandes annexes ne se développent que chez des Crabes d'une taille généralement supérieure à 40 mm. et proches de la maturité sexuelle.

Chez les femelles mûres, les organes génitaux sont formés de deux ovaires volumineux unis par un pont ovarien et prolongés par deux oviductes munis de réceptacles séminaux. Chez les jeunes de 6 mm., on retrouve ces diverses parties et les ovaires sont plus volumineux que les testicules des Crabes de même taille. Les diverticules ovariens apparaissent chez les femelles de 18 à 20 mm. et l'ovaire, antérieurement transparent, devient blanchâtre chez des Crabes de 32 à 33 mm. Dès cette taille, on peut trouver des organes génitaux mûrs.

HISTOLOGIE. — Les testicules des adultes comportent tous les stades de la spermatogénèse et de la spermiogénèse; le spermiducte est rempli de spermatophores baignant dans un liquide riche en inclusions formées par le spermiducte antérieur et par la glande annexe. Le tube testiculaire des Crabes de 6 mm. contient des spermatogonies primaires et des « cellules nourricières »; les spermatogonies secondaires apparaissent chez les Crabes de 13 mm. dont le spermiducte commence à sécréter. Dès la taille de 19 mm., on trouve des spermatozoïdes et, dès celle de 27, des spermatophores.

L'éclatement des spermatozoïdes est étudié sur prélèvements dans le réceptacle séminal et dans le spermiducte. Il peut se décomposer en trois phases qui se produisent dans des eaux de mer de salinité décroissante. La phase A (salinité de 7,5 pour 1.000) correspond au gonflement de la spermie, la phase B (salinité de 4 à 6 pour 1.000) à l'éjection partielle, et la phase C (salinité inférieure à 2 pour 1.000) à l'éjection totale. Les deux dernières phases s'obtiennent avec des dilutions très faibles de chlorure de sodium (B : 2,5 pour 1.000; C : 1 pour 1.000).

Les ovaires sont mûrs chez des femelles prises en eau saumâtre au début de novembre (gros ovules en première mitose de maturation); la zone germinative se trouve dans la région centrale de la glande. L'ovaire des femelles de 6 mm. ressemble histologiquement

aux testicules des mâles de même taille. La phase d'accroissement des oocytes commence dès la taille de 13 mm. et toutes les caractéristiques de l'ovaire adulte apparaissent avec la taille de 16 mm.

Mâles et femelles adultes sont histologiquement aptes à participer à une seconde période de reproduction. L'activité génitale mitotique est indépendante des mues normales; la croissance de l'ovaire n'est pas directement liée à la mue de puberté. Cette activité est partiellement en dépendance des saisons. La maturation des ovules n'a été constatée qu'en eau saumâtre.

CHAPITRE V. — CROISSANCE RELATIVE ET DIMORPHISME SEXUEL

Ce chapitre est consacré à l'examen de la croissance métrique de divers organes ou articles correspondant aux caractères sexuels externes en fonction de la largeur du céphalothorax. On suivra les variations de ces croissances au cours de la vie du Crabe pour les relier, s'il y a lieu, aux observations des chapitres III et IV.

Les seules études biométriques sur l'*Eriocheir sinensis* sont celles de PANNING (PETERS et PANNING, 1933) qui examine brièvement les variations de dimension du pléon, et celles de KOLLER (1939, 1941) qui étudie, en fonction de la largeur du corps, les variations du poids de la longueur, ainsi que de la largeur frontale, pour conclure à l'étroit rapprochement entre les *Eriocheir sinensis* de Chine et d'Allemagne.

Technique.

Les *Eriocheir sinensis* mesurés proviennent de l'Yser à Herzele ou de l'Aa à Gravelines. Il n'y a pas lieu de craindre de différences notables entre les captures de ces deux localités, car l'invasion du Crabe chinois est de date récente et ces deux stations ne sont situées qu'à 20 km. l'une de l'autre. WILLIAMS et NEEDHAM (1943), chez *Carcinus maenas*, ont d'ailleurs montré que les variations métriques entre localités peu éloignées sont sans importance pratique.

Les Crabes mesurés varient de 12 à 86 mm. de largeur du céphalothorax. Ils ont été capturés, presque tous, en 1945. Les Crabes d'une taille inférieure à 12 mm. n'ont pas été pris, au cours de cette année, en nombre suffisant pour figurer dans ce travail. Tous les Crabes présentant une régénération visible ont été éliminés. Aucun parasite capable de modifier la croissance de ce crabe n'a été signalé en Europe. Les mensurations sont basées sur 485 Crabes (244 mâles et 241 femelles); c'est seulement pour le propodite des pinces que les mesures ont été prises sur 1.399 Crabes (691 mâles et 708 femelles), mais un tel nombre n'est pas nécessaire pour l'établissement de graphiques satisfaisants. Par suite du chiffre important des mesures prises sur chaque Crabe (40), le total des mensurations s'élève à 20.300.

Les appareils de mesure sont simples : un compas à pointes très fines (avec vérification de l'affinage à la loupe binoculaire), et un décimètre gradué en demi-millimètres. Avec ce matériel, l'ordre de précision obtenue est du huitième de millimètre.

La mesure de référence pouvait être la longueur ou la largeur du céphalothorax. PANNING (PETERS et PANNING, 1933) et KAMPS (1937) croient que ces deux dimensions grandissent semblablement dans les deux sexes, mais KOLLER (1941) trouve que la moyenne du quotient largeur sur longueur est plus forte chez les mâles adultes que chez les femelles. Certains Crabes présentent d'ailleurs une modification de forme liée au sexe : *Ocypoda aegyptiaca* (SANDON, 1937), *Cancer magister* (WEYMOUTH et MACKAY, 1936), *Telmessus cheiragonus* (SASAKI, 1928). Les mensurations prises sur les 485 *Eriocheir sinensis* prouvent la similitude de croissance entre la longueur et la largeur du céphalothorax dans les deux sexes (cf. paragraphe IV, p. 105 et fig. 52). La plus grande des deux dimensions a été prise comme référence : largeur maxima du céphalothorax, légèrement en arrière des dents mésobranchiales postérieures; sur les graphiques, cette mesure sera toujours portée en abscisses.

Les termes et la notation utilisés dans ce chapitre seront ceux qu'ont définis HUXLEY et TEISSIER (1936). Lorsqu'au cours de la croissance, les dimensions d'un organe ou d'un appendice varient différemment de la dimension prise comme référence, on dit qu'il y a « *allométrie* ». Celle-ci sera « *positive* » ou « *négative* », selon que le taux de croissance de l'organe sera supérieur ou inférieur à celui de la dimension-référence; si les deux taux de croissance sont identiques, il y a « *isométrie* ». La loi de la croissance relative ou « *loi d'allométrie simple* » s'exprime par la relation $y = bx^{\alpha}$: « *y* » est la dimension de l'organe étudié; « *x* », celle de la dimension-référence; « *b* », l'« *indice-origine* » qui dépend de l'unité de mesure employée et dont la valeur est égale à *y* lorsque $x = 1$; « *α* » est la « *constante d'équilibre* » qui donne le taux de croissance de l'organe étudié ($\alpha = 1$ dans le cas d'isométrie; $\alpha > 1$ dans le cas d'allométrie positive; $0 < \alpha < 1$ dans le cas d'allométrie négative). Pour une bonne représentation graphique de cette loi, on utilise des coordonnées logarithmiques; dans ce cas, la relation $y = bx^{\alpha}$ devient $\log. y = \alpha \log. X + \log. b$, et la constante d'équilibre α a pour valeur la pente du segment de droite qui figure la relation, avec une précision de l'ordre de 5 %. Ce taux de croissance relative peut varier au cours de la vie, ce qui se manifeste sur le graphique par des changements de pente et prouve l'existence de plusieurs lois successives d'allométrie. Il peut aussi apparaître des discontinuités, ce qui se produit lorsqu'une mue entraîne brusquement une croissance relative différente de celle que laissait prévoir normalement la constante d'équilibre. En portant sur un diagramme les diverses valeurs de la constante d'équilibre pour plusieurs articles ou appendices voisins, on obtient un « *gradient de croissance* » qui peut présenter un centre de croissance.

Les *Eriocheir sinensis* sont classés par groupes de 3 en 3 mm. De plus, comme on reconnaît facilement dans chaque sexe les Crabes non adultes des adultes, on constitue deux catégories différentes dans un même groupe lorsqu'à des tailles semblables correspondent ces deux types, en fait cela se présente pour des Crabes mesurant entre 32 et 58 mm.

Dans chacun des paragraphes, on prendra l'ordre suivant : résultats graphiques, interprétation, comparaison avec les autres Brachyours.

I. — Propodite I.

RÉSULTATS GRAPHIQUES

La longueur du propodite I (cf. fig. 2 et 4) est mesurée, chez 1.399 Crabes, depuis le milieu de la cavité articulaire ventrale unissant le propodite au carpopodite jusqu'à l'extrémité distale de l'article. Bien que l'*Eriocheir sinensis* ne présente pas d'hétérochélie, c'est toujours l'article droit qui est utilisé.

Les résultats sont portés dans le tableau XXI : « *n* » indique le nombre d'exemplaires mesurés pour chaque groupe; « *L* », la moyenne correspondante de la largeur du cépha-

lothorax (variable x de la loi d'allométrie); « PI », la moyenne de la longueur du propodite I (variable y). La première partie du tableau concerne les Crabes non adultes, et la seconde les adultes.

TABLEAU XXI

Mâles			Femelles		
n.	L.	PI	n.	L.	PI
4	13,62	6,65	7	14,07	6,74
12	16	7,89	9	16,41	7,82
17	18,94	9,45	16	19,14	9,07
28	22,57	11,51	20	22,72	10,92
21	25,30	13,11	27	25,49	12,37
37	28,35	14,81	30	28,33	13,75
30	31,34	16,97	22	31,53	15,59
37	34,35	19	32	34,23	17
36	37,10	20,86	41	37,54	18,95
53	40,18	23,12	52	40,25	20,46
57	43,45	25,57	77	43,27	22,28
43	46,10	27,32	59	46,14	23,73
32	49,10	29,89	33	48,98	25,31
13	52,24	32,13	9	51,67	26,63
10	54,87	34,72	1	55,50	29,50
2	58,15	37,70			
			2	32,60	15,95
1	32,20	18,70	3	37,80	19,06
6	34,48	20,08	4	41,35	21,62
9	40,80	25,24	23	43,41	22,51
15	43,43	26,72	41	46,27	24,29
20	46,22	29,63	52	49,33	26,09
22	49,31	32,49	38	52,34	27,95
10	52,57	35,24	41	55,13	29,61
27	55,31	38,66	31	58,12	31,40
26	58,21	39,43	16	60,47	32,98
32	61,29	43,52	12	64,17	34,84
24	64,28	45,62	5	67,58	36,70
25	67,25	47,96	5	69,84	38,44
16	70,05	49,75			
19	72,90	53,88			
4	76,30	55,15			
2	78,75	58,45			
1	86,50	66,10			

Ces chiffres sont reportés sur le graphique de la figure 42 construit avec coordonnées logarithmiques. Les valeurs de la constante d'équilibre pour les courbes sont les suivantes : mâles : 1,10, 1,30, 1,30; femelles : 1,03, 1,12, 1,12.

INTERPRÉTATION

La croissance relative du propodite I est plus importante chez le mâle que chez la femelle; elle correspond dans les deux sexes à trois lois successives d'allométrie positive avec augmentation de la constante d'équilibre entre les deux premières lois et avec discontinuité majorante entre les deux dernières; cette discontinuité est importante chez le mâle, très faible chez la femelle.

Le passage de la seconde loi à la troisième correspond à la « mue de puberté ». Le passage de la première à la seconde, qui se produit chez des Crabes de 27 à 30 mm., est une autre mue critique qu'à la suite de TEISSIER (1935), on peut appeler « mue de pré-puberté ». La vie post-larvaire du Crabe chinois se diviserait donc en trois étapes séparées par deux mues critiques; on peut donner aux Crabes de la première étape l'appel-

FIG. 42.

Croissance du propodite I
(1.399 Crabs). — Coor-
données logarithmiques.
En abscisses, les lar-
geurs du céphalothorax.
● : mâles non adultes.
○ : mâles adultes. + :
femelles non adultes. ○ :
femelles adultes.

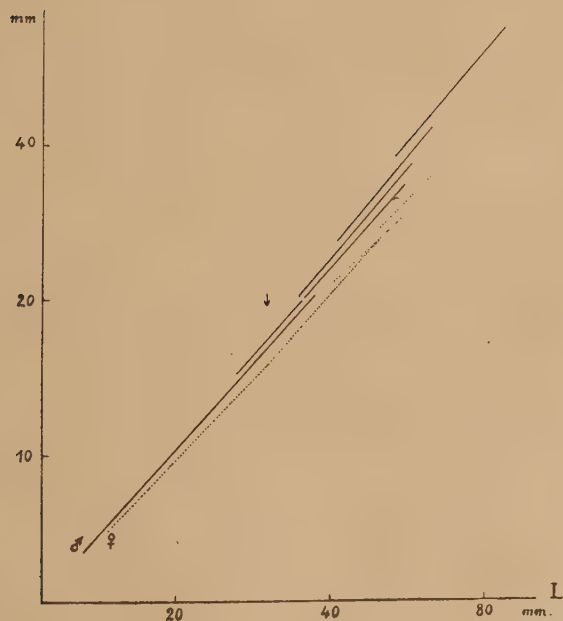
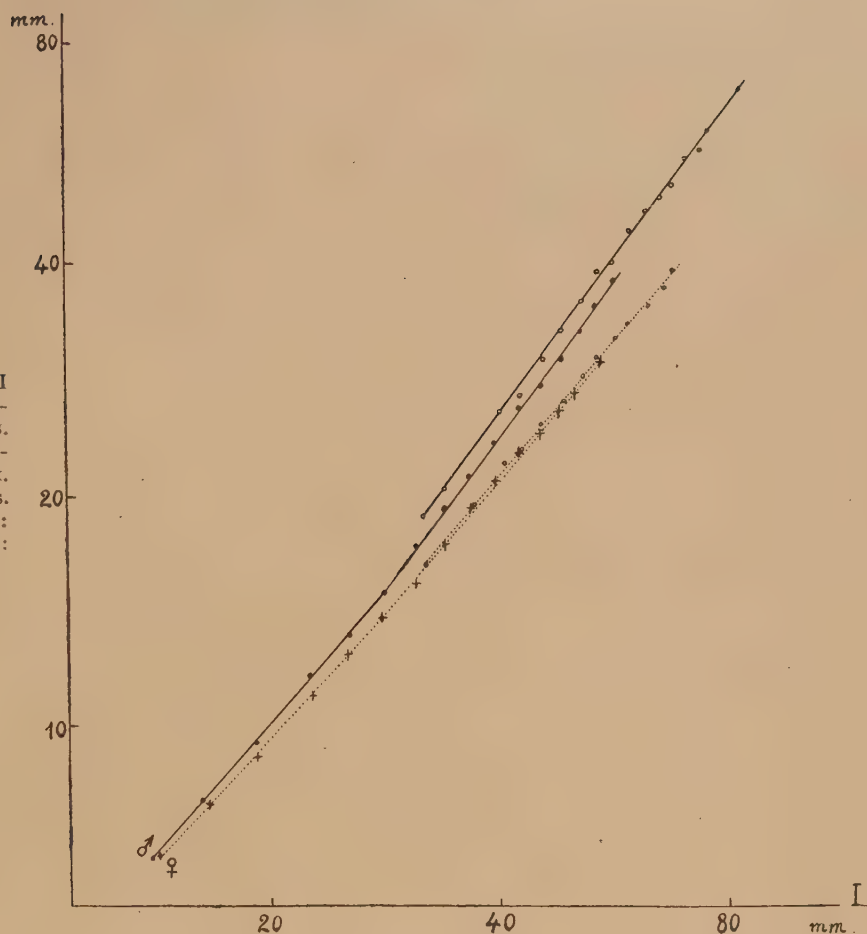


FIG. 43.

Croissance du propodite I obte-
nue à partir des points indi-
viduels (485 Crabs). — En
abscisses, les largeurs du cé-
phalothorax.

lation de « jeunes » et appliquer à ceux des étapes suivantes les mots de SMITH (1906) : « adolescents » et « adultes ».

Si l'on compare ce graphique à celui construit à partir des 485 Crabes utilisés pour l'ensemble des mensurations ultérieures, on obtient de légères différences pour la valeur de la constante d'équilibre : mâles : 1,09, 1,26, 1,30; femelles : 1,04, 1,05, 1,10. Ces variations sont trop faibles (inférieures à 5 %) pour être étudiées dans ce travail.

Des précisions nouvelles sont apportées si l'on porte sur un graphique (fig. 43) les coordonnées logarithmiques individuelles des 485 Crabes mesurés. Le groupage des points conduit à la construction de courbes plus nombreuses. L'étape adolescente se divise chez le mâle en deux lois successives d'allométrie, en discontinuité l'une par rapport à l'autre; l'étape adulte donne lieu, chez le mâle et chez la femelle, à deux courbes discontinues, mais de même allométrie. Les valeurs de la constante d'équilibre sont portées dans le tableau XXII.

TABLEAU XXII

Etape	Mâle	Femelle
Jeune	1,10	1,04
Adolescent	1,15	1,09
	1,20	
Adulte	1,22	1,00
	1,22	1,00

Les nouvelles lois d'allométrie (mâles adolescents; mâles et femelles adultes) ne correspondent probablement pas à des allométries de croissance, mais à des allométries de taille, et le passage d'une loi à la suivante coïnciderait avec une mue; c'est ce qu'a signalé DRACH (1933, 1934) pour *Portunus puber* et pour *Carcinus maenas*. En conséquence, il y aurait chez l'*Eriocheir sinensis* une mue ordinaire entre les deux mues critiques ainsi qu'après la mue de puberté. Comme la mue de puberté a lieu en automne (cf. chapitre II, p. 38), et qu'il n'y a pas de mue en hiver, la mue post-pubertaire aurait lieu au cours du printemps ou de l'été suivant. Cette conclusion constitue un nouvel argument en faveur de la participation de l'*Eriocheir sinensis* à une seconde période reproductrice.

Il serait souhaitable de contrôler les résultats du graphique de la figure 43 par l'observation des diverses mues en aquarium; mais la captivité modifie les conditions de croissance. Il est préférable de connaître les taux de croissance des mues chez les Crabes capturés au moment de la mue ou quelques jours avant celle-ci. KAMPS (1937) a établi ainsi, chez l'*Eriocheir sinensis*, les divers taux qui diminuent avec l'augmentation de la taille. Ses chiffres sont supérieurs à ceux qu'a obtenus SCHUBERT (1938) sur des Crabes chinois captifs. Si l'on part d'un Crabe mâle de 27 mm. (en dernière intermue de l'étape jeune), on peut calculer les tailles théoriques successives en ajoutant chaque fois à la taille l'accroissement correspondant calculé d'après les taux établis par KAMPS (1937); on obtient les résultats suivants :

$$\begin{array}{rcl}
 27 & + & 27. \frac{22,6}{100} = 33,10 \text{ mm.} \\
 33,1 & + & 33,1. \frac{20,5}{100} = 39,88 \text{ »} \\
 39,88 & + & 39,88. \frac{20,5}{100} = 48,05 \text{ »} \\
 48,05 & + & 48,05. \frac{18,2}{100} = 56,79 \text{ »}
 \end{array}$$

L'interprétation de ces chiffres serait celle du tableau XXIII.

TABLEAU XXIII

TAILLE	MUE	ÉTAPE
27		Jeune.
33,10	Pré-puberté.	Adolescent.
39,88	Normale.	Adolescent.
48,05	Puberté.	Adulte.
56,79	Normale.	Adulte.

Ces résultats théoriques s'accordent avec les résultats réels de la figure 43 et chacune des tailles théoriques prend place dans le premier tiers de chaque segment de cette figure. Il est intéressant de signaler ici le cas de *Maia squinado* (TEISSIER, 1935) qui mue deux fois entre les mues critiques mais qui ne possède pas de mue postpubérale.

La mue de puberté correspond-elle chez l'*Eriocheir sinensis* à une mue numériquement définie par rapport au premier stade de fond ? Puisque l'on prend à la fois des adolescents et des adultes entre 31 et 58 mm., il semble difficile d'admettre, malgré les variations naturelles des conditions de vie, que tous ces Crabes aient mué le même nombre de fois. En reprenant les taux de croissance indiqués par KAMPS (1937), on obtiendrait, à partir d'un Crabe de 31 mm., les tailles successives de 37,35, 45, 53,19, ce qui correspond à trois mues ordinaires entre ces tailles extrêmes. Il est donc vraisemblable que, chez l'*Eriocheir sinensis*, la mue de puberté soit numériquement variable d'une et peut-être de deux unités dans le total des mues.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES BRACHYOURS

Ce paragraphe comportera une analyse des principaux travaux biométriques sur la croissance de la pince, en s'attachant d'abord aux Brachyours les plus voisins de l'*Eriocheir sinensis*.

Chez l'*Eriocheir japonicus*, OKADA et MIYASHITA (1935), qui ont étudié l'action de la sacculine, donnent les moyennes de mensurations de 77 Crabes vraisemblablement adultes et non infestés (longueur du céphalothorax et longueur du propodite I). Ces chiffres sont portés sur la figure 44; ceux des *Eriocheir sinensis* adultes y ont été joints et l'on a exceptionnellement choisi la longueur du céphalothorax comme mesure de référence. Les courbes obtenues ont même origine mais divergent, car la valeur de la constante d'équilibre est supérieure chez l'*Eriocheir japonicus* (1,57 pour les mâles et 1,23 pour les femelles). Ces auteurs ont également mesuré l'abdomen, ce qui sera examiné au paragraphe III.

Parmi les Catométopes, c'est le Crabe *Uca pugnax* (400 exemplaires) qui fournit à HUXLEY (1924) l'occasion d'exprimer, pour la première fois, la loi d'allométrie sous le nom d'« hétérogonie » et sous la forme « $y = bx^k$ ». En comparant les poids de la pince et de l'animal entier, il obtient deux valeurs successives de la constante d'équilibre (1,61-1,64 et 1,32-1,35) qui correspondent, pense-t-il, à deux périodes de la vie du Crabe: immaturité sexuelle, puis maturité. Chez *Uca minax*, la constante d'équilibre est, durant la seconde période, d'une valeur de 1,58 à 1,66. Chez *Ocypoda ceratophthalma* (7 exemplaires),

HUXLEY (1931), se basant sur des mesures de longueur, signale une allométrie faiblement négative (0,96) et chez *Ocypoda aegyptiaca* (32 mâles) SANDON (1937) conclut à une croissance isométrique pour les deux pinces.

Parmi les Cyclométopes, les examens pondéraux de la pince de *Carcinus maenas*, comparés au reste du poids du corps (DRACH, 1936), conduisent pour chaque sexe à deux lois d'allométrie successives avec point critique correspondant à la mue de puberté (1,10, puis 1,37 pour les mâles; 1,10, puis 1,03 pour les femelles); chez le même Crabe, les mesures de longueur du propodite I et du céphalothorax (VEILLET, 1945) conduisent à une loi d'allométrie chez les mâles (1,22), et à deux lois d'allométrie (1,22) séparées par une discontinuité minorante post-pubérale chez les femelles. Chez *Xantho floridus* et *Pilumnus hirtellus*, DRACH (1936) trouve une loi d'allométrie positive pour les mâles et deux lois positives pour les femelles, mais la seconde plus faible et post-pubérale.

Parmi les Oxyrhynques, 1.266 *Macropodia rostrata* sont mesurés par TEISSIER (1933)

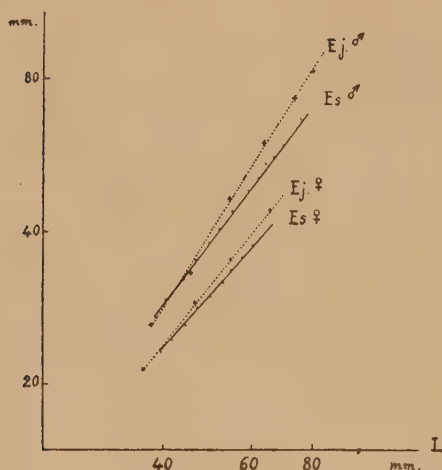


FIG. 44.

Croissance du propodite I
chez *Eriocheir sinensis*
et chez *Eriocheir japonicus*.
En abscisses,
les longueurs du céphalothorax.

qui découvre l'existence de deux lois d'allométrie positive séparées par une mue de puberté pour les mâles forts (1,27 et 1,15) et pour les mâles faibles (1,37 et 1,10), et d'une seule loi d'isométrie pour les femelles. HUXLEY (1927) a étudié sommairement la croissance pondérale de la pince de *Maia squinado*, mais nous nous référons au travail de TEISSIER (1935) qui se base sur l'étude de 886 *Maia squinado*. TEISSIER aboutit à des résultats qui sont comparables à ceux de l'*Eriocheir sinensis*, avec cette double différence : constantes d'équilibre plus fortes chez *Maia*, ainsi que discontinuité minorante à la mue de puberté des femelles. Chez *Maia verrucosa* (TEISSIER, 1937), les lois d'allométrie des adultes sont semblables à celles de l'espèce précédente, mais les dimensions relatives des pinces sont plus faibles. Chez *Inachus dorsettensis* (162 Crabes mesurés), SHAW (1928) note une loi d'allométrie pour chaque sexe (1,30 pour les mâles et 1,16 pour les femelles). Chez *Telmessus cheiragonus*, SASAKI (1928) admet l'isométrie (0,98).

Parmi les Corystoides, les pesées de *Cancer pagurus* (DRACH, 1936) permettent de constater, chez les mâles, l'existence d'un point critique qui coïncide avec la mue de puberté (1,07, puis 1,33 chez les mâles; 1,07 chez les femelles); *Cancer magister* (mesuration de 248 Crabes par WEYMOUTH et MACKAY, 1936) est peu différent (1,07, puis 1,14 chez les mâles; 1,01 chez les femelles).

On ne peut établir de comparaisons rigoureuses entre ces résultats, car les techniques de ces travaux sont diverses (poids ou longueurs, pince entière ou propodite, nombre de Crabes mesurés); on constate qu'il n'y a pas d'allométrie négative de la pince, que la croissance relative des pinces est plus importante chez les mâles que chez les femelles et qu'il existe au moins un point critique ou une discontinuité lors de la mue de puberté.

II. — Périopodes.

RÉSULTATS GRAPHIQUES

La longueur des articles des périopodes I, II et V, ainsi que les méropodites des périopodes III et IV, sont mesurés chez les 485 Crabes étudiés. Il n'a pas été jugé

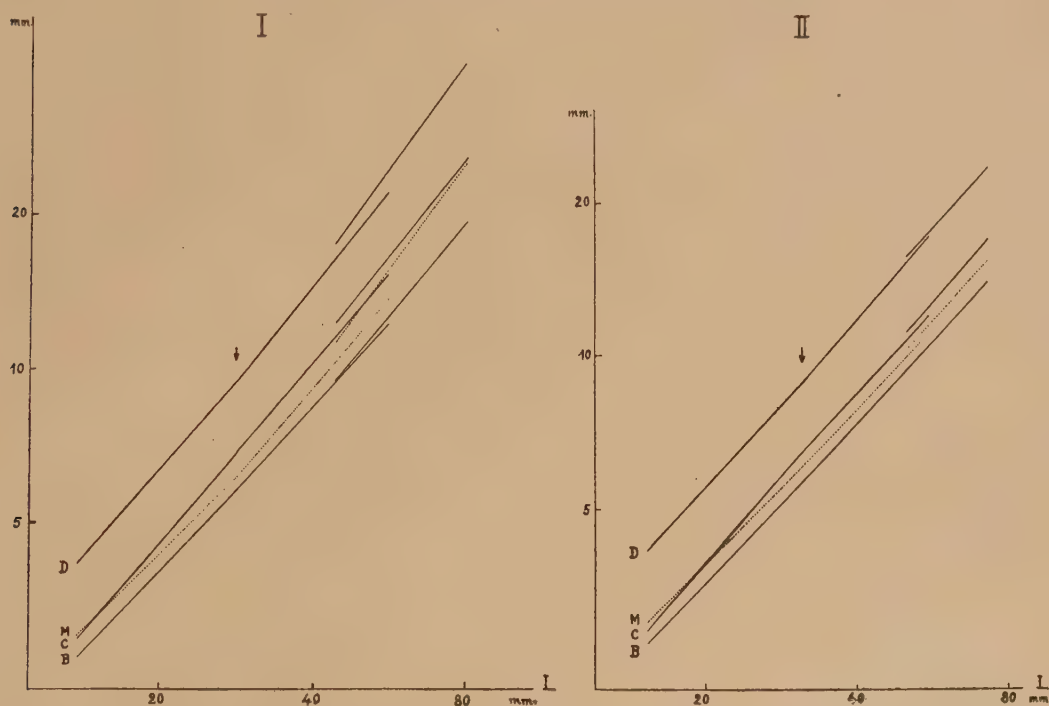


FIG. 45. — Croissance du périopode I. — I. Chez les mâles. — II. Chez les femelles. — En abscisses, les largeurs du céphalothorax. D. : dactylopodite; C. : carpopodite; M. : méropodite; B. : basiischiopodite.

utile de reporter ici les tableaux des mensurations, mais les figures 45 et 46 représentent les graphiques de croissance des périopodes I et des méropodites des périopodes I à V chez les mâles et chez les femelles. Les points figuratifs ne sont pas portés pour ne pas surcharger les graphiques. Les tableaux XXIV et XXV donnent les valeurs de la constante d'équilibre pour l'ensemble des résultats obtenus au cours des trois étapes successives I, II, III.

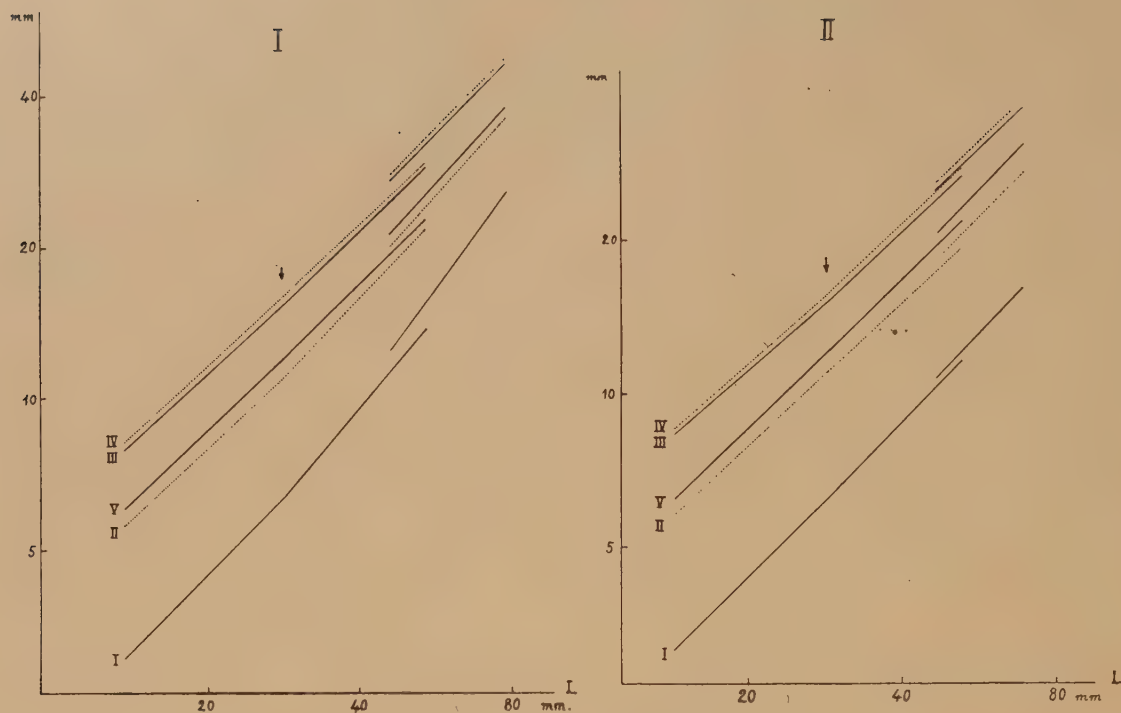


FIG. 46. — Croissance des méropodites I à V.
I. Chez les mâles. — II. Chez les femelles. — En abscisses, les largeurs du céphalothorax.

TABLEAU XXIV

	Mâles			Femelles		
	I	II	III	I	II	III
Dactylopodite I	1,14	1,29	1,39	1,07	1,11	1,13
Carpopodite I	1,18	1,20	1,28	1,14	1,04	1,13
Méropodite I	1,01	1,18	1,36	0,97	1,02	1,07
Basiischiopodite I	1,07	1,10	1,21	1,01	1,07	1,07
Dactylopodite II	1,04	0,98	1,05	0,99	0,99	1,02
Propodite II	0,87	0,99	1,10	0,86	0,93	1,06
Carpopodite II	1,02	1,02	1,10	1,00	1,00	1,06
Méropodite II	0,92	1,01	1,11	0,92	0,92	1,02
Basiischiopodite II	1,05	1,01	1,06	1,01	1,01	1,01
Dactylopodite V	1,00	1,00	1,02	0,98	0,98	1,04
Propodite V	0,92	0,92	1,05	0,91	0,91	1,09
Carpopodite V	0,99	0,99	1,03	0,98	0,98	1,06
Méropodite V	0,94	0,97	1,09	0,95	0,95	1,00
Basiischiopodite V	0,99	0,99	1,01	0,99	0,99	1,07

TABLEAU XXV

	Mâles			Femelles		
	I	II	III	I	II	III
Méropodite I	1,01	1,18	1,36	0,97	1,02	1,07
Méropodite II	0,92	1,01	1,11	0,92	0,92	1,02
Méropodite III	0,88	0,96	1,01	0,85	0,95	0,96
Méropodite IV	0,87	0,94	1,00	0,85	0,94	0,98
Méropodite V	0,94	0,97	1,09	0,95	0,95	1,00

INTERPRÉTATION

On retrouve, pour beaucoup d'articles, les trois lois successives d'allométrie positive; cependant, pour certaines croissances (péréiopode V), les points critiques ne sont pas

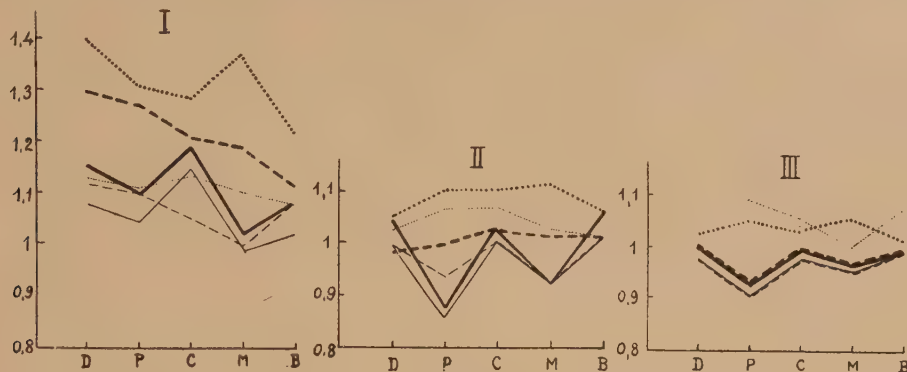


FIG. 47. — Gradients de croissance. — I. Péréiopode I. — II. Péréiopode II. — III. Péréiopode V. — D.: dactylopodite; P.: propodite; M.: méropodite; B.: basiischiopodite. — — : mâles jeunes. - - - : mâles adolescents. : mâles adultes. — — : femelles jeunes. - - - : femelles adolescents. : femelles adultes.

apparents entre les deux premières étapes, sauf pour les méropodites mâles. Il y a quelques cas d'isométrie et d'allométrie négative.

Les diagrammes des gradients de croissance des péréiopodes (fig. 47) facilitent l'interprétation des divers résultats. On a porté en abscisses les divers articles et en ordonnées les valeurs de la constante d'équilibre. La croissance relative possède les taux les

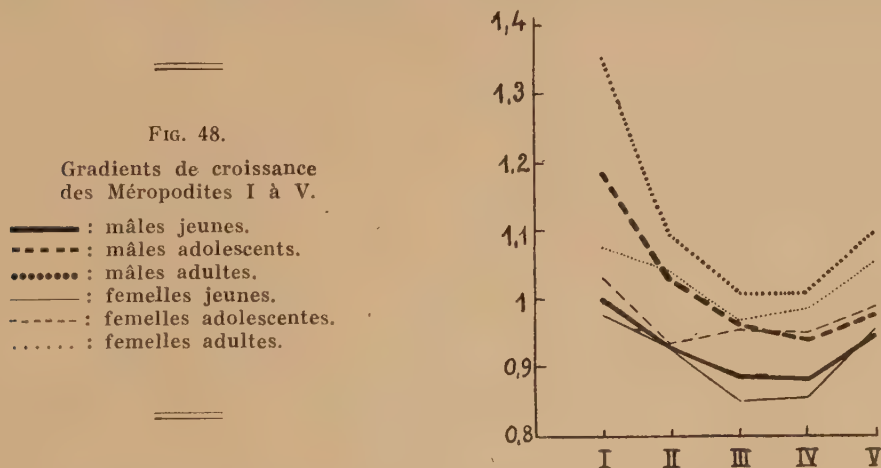


FIG. 48.

Gradients de croissance
des Méropodites I à V.

— : mâles jeunes.
- - : mâles adolescents.
.... : mâles adultes.
— : femelles jeunes.
- - : femelles adolescents.
.... : femelles adultes.

plus forts et les variations les plus importantes pour le péréiopode I; cette croissance augmente généralement avec la succession des étapes et demeure toujours plus importante chez les mâles que chez les femelles. Le centre de croissance le plus fort semble distal (dactylopodite) dans le péréiopode I; il ne peut être découvert pour les péréiopodes II à V. Si l'on compare la croissance des méropodites I à V (fig. 48), le centre de croissance le plus faible correspond aux méropodites III et IV.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES BRACHYOURES

Parmi les Catométopes, chez *Uca pugilator*, HUXLEY et CALLOW (1933) placent le centre de croissance du périopode I dans le propodite pour les grandes pinces et dans le carpopodite pour les petites pinces; chez *Uca pugilator*, TAZELAAR (1933) note que la croissance des deux derniers périopodes est plus grande chez la femelle que chez le mâle. Chez *Ocypoda ceratophthalma*, HUXLEY (1931) constate l'isométrie du périopode I avec centre de croissance dans le méropodite I, et l'allométrie négative des périopodes II et V avec minimum de croissance dans les méropodites. Chez *Ocypoda aegyptiaca*, SANDON (1937) place le centre de croissance du périopode I dans le carpopodite et celui des périopodes III, IV et V dans le méropodite.

Parmi les Oxyrhynques, chez *Maia squinado*, TEISSIER (1935) a suivi la croissance des cinq méropodites et des carpopodite et propodite I. La croissance relative est plus importante chez le mâle que chez la femelle; elle augmente de l'étape I à l'étape II, mais diminue avec l'étape III. Dans le périopode I, cette croissance est plus rapide pour le propodite que pour les articles antérieurs. Quant aux méropodites, seul le méropodite I a une croissance plus rapide que celle des méropodites suivants, tous affectés des mêmes constantes d'équilibre. SHAW (1928), chez *Inachus dorsettensis*, remarque chez les mâles une augmentation de la croissance relative de PI à PV, et chez les femelles une diminution de cette même croissance relative.

Ces résultats sont trop divers pour que l'on puisse en tirer des conclusions précises, tant au point de vue de la mise en évidence des mues critiques que de la position des centres de croissance. Le travail sur l'*Eriocheir sinensis*, étant réalisé selon les méthodes préconisées par TEISSIER, il est intéressant de découvrir plusieurs rapprochements avec *Maia squinado* (nombre d'étapes de croissance, croissance plus rapide chez les mâles que chez les femelles, augmentation de cette croissance de la première à la seconde étape).

III. — Abdomen.

RÉSULTATS GRAPHIQUES

La longueur médiane et la largeur maxima de chacun des sept somites abdominaux (fig. 21) sont mesurées chez les 485 Crabes étudiés. Seules les moyennes de mensuration en largeur du somite V, qui présente un dimorphisme sexuel très accusé, sont portées dans le tableau XXVI. On a reporté les résultats sur la figure 49. La figure 50 présente les lois d'allométrie pour les diverses largeurs des somites mâles, puis femelles. Les valeurs correspondantes de la constante d'équilibre sont rassemblées dans le tableau XXVII. Il n'a pas été jugé utile de figurer les graphiques basés sur les longueurs des divers articles abdominaux; seules les valeurs de la constante d'équilibre sont données dans le tableau XXVIII.

FIG. 49.
Croissance du cinquième
somite abdominal.
En abscisses, les largeurs
du céphalothorax.

• : mâles non adultes.
○ : mâles adultes.
+ : femelles non adultes.
◦ : femelles adultes.

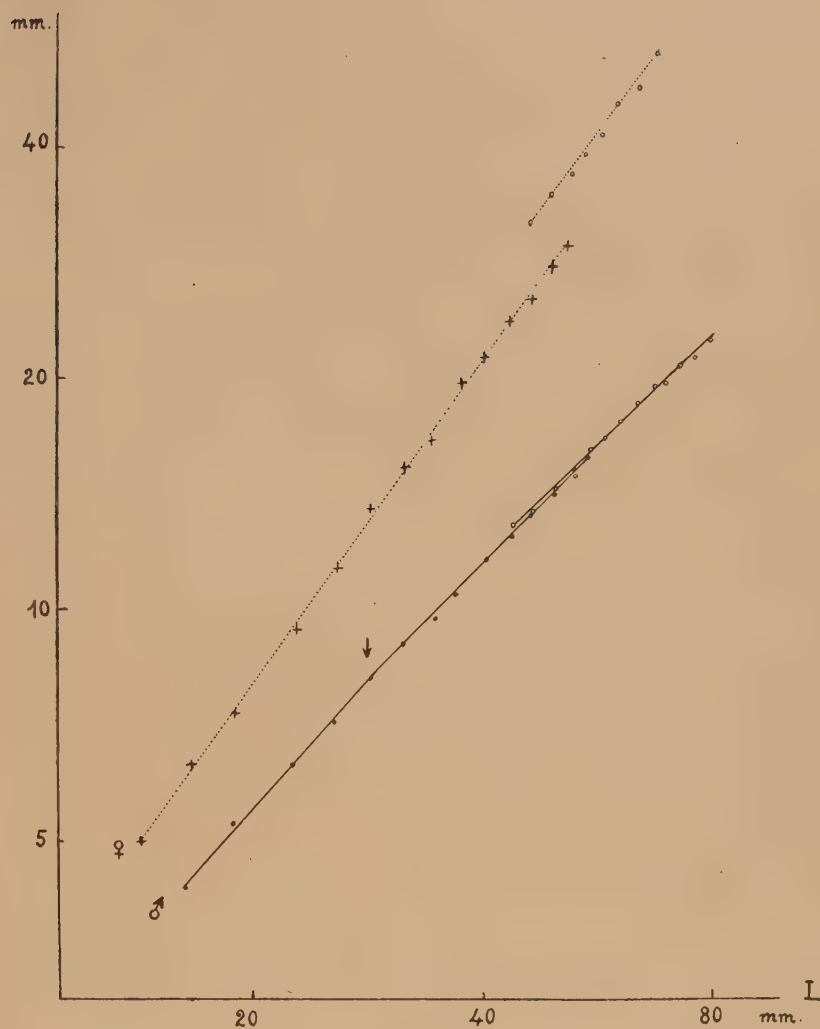


TABLEAU XXVI

Mâles			Femelles		
n.	L.	Som. V	n.	L.	Som. V
4	13,62	3,75	7	14,07	4,97
9	15,95	4,38	9	16,41	6,32
8	18,71	5,30	9	18,83	7,35
11	22,40	6,33	7	22,64	9,50
9	25,47	7,17	10	25,67	11,40
12	28,38	8,22	8	28,43	13,50
10	31,58	9,09	6	31,51	15,38
9	34,52	9,84	11	34,31	16,53
11	36,88	10,64	9	37,70	19,73
12	40,28	11,64	12	40,21	21,44
11	43,30	12,50	21	43,45	24,16
11	46,04	13,36	22	46,32	25,72
8	49,41	14,20	20	49,04	28,39
7	52,52	15,34	5	51,88	30,22
4	54,67	15,87			

TABLEAU XXVI (suite).

Mâles			Femelles		
n.	L.	Som. V	n.	L.	Som. V
4	43,70	12,92	1	44,50	30,40
9	46,16	13,44	8	46,27	32,46
5	49,54	14,50	17	49,54	35,10
7	52,64	15,04	11	52,38	37,67
11	55,71	16,24	16	55,28	40,06
11	58,22	16,85	11	58,09	42,63
11	60,95	17,75	9	60,90	46,53
11	64,16	18,76	8	64,46	48,62
11	67,01	19,60	4	68,20	54,12
9	69,90	19,90			
11	73	20,97			
4	76,30	21,45			
3	80	22,73			
1	86,50	25,30			

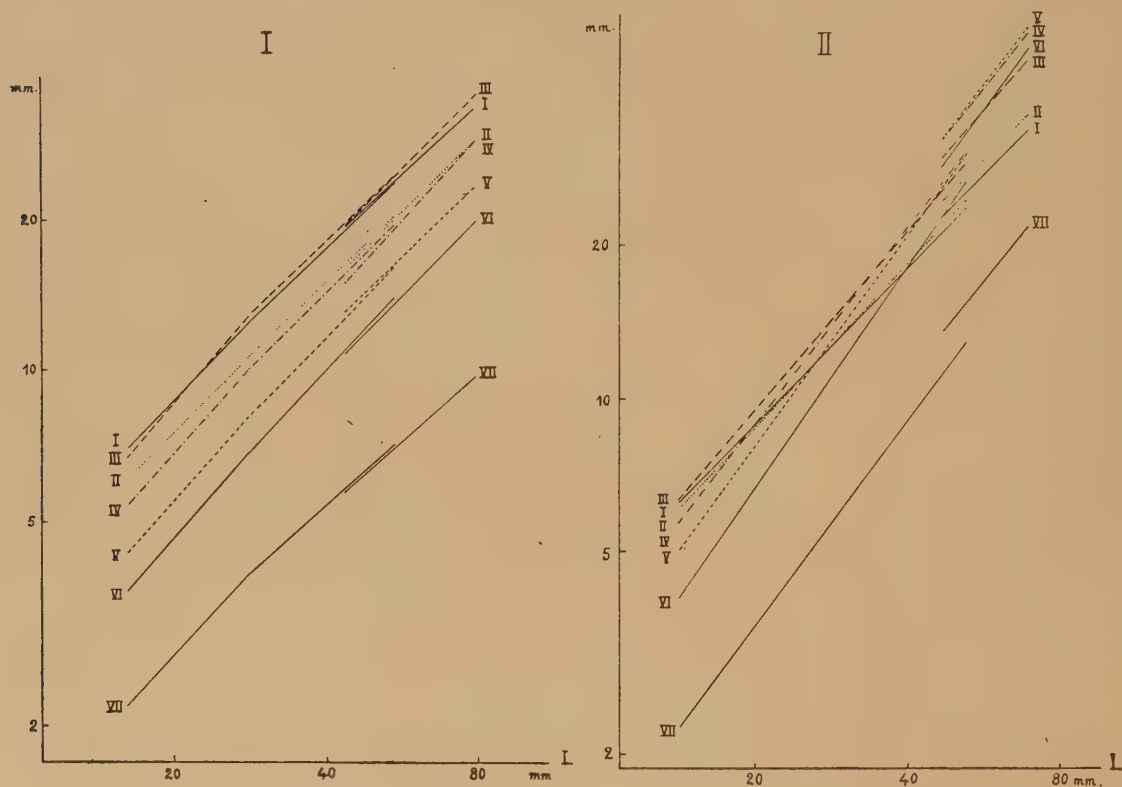


FIG. 50. — Croissance des divers somites abdominaux.
I. Chez le mâle. — II. Chez la femelle. — En abscisses, les largeurs du céphalothorax.

TABLEAU XXVII

	Mâles			Femelles		
	I	II	III	I	II	III
Somite I	1,07	0,97	0,90	1,03	1,03	1,01
Somite II	0,99	0,94	0,98	1,09	1,09	1,01
Somite III	1,12	0,97	1,02	1,18	1,18	1,16
Somite IV	1,08	1,00	1,08	1,29	1,29	1,26
Somite V	1,11	0,99	0,95	1,39	1,39	1,33
Somite VI	1,14	1,03	1,01	1,44	1,44	1,40
Somite VII	1,05	0,88	0,88	1,34	1,34	1,23

TABLEAU XXVIII

	Mâles			Femelles		
	I	II	III	I	II	III
Somite I	1,10	1,10	1,00	1,12	1,12	1,05
Somite II	1,05	1,05	0,90	1,14	1,14	1,02
Somite III	1,10	1,10	1,00	1,17	1,17	1,10
Somite IV	1,01	1,01	0,93	1,11	1,11	1,12
Somite V	1,03	1,03	0,97	1,10	1,10	1,15
Somite VI	0,99	0,99	0,95	1,07	1,07	1,17
Somite VII	0,92	0,92	0,85	0,97	0,97	0,97

INTERPRÉTATION

La croissance relative de l'abdomen mâle est modifiée, en largeur, lors des deux mues critiques, tandis que la longueur du même abdomen, ainsi que les deux dimensions de l'abdomen femelle, ne présentent qu'une seule modification lors de la mue de puberté;

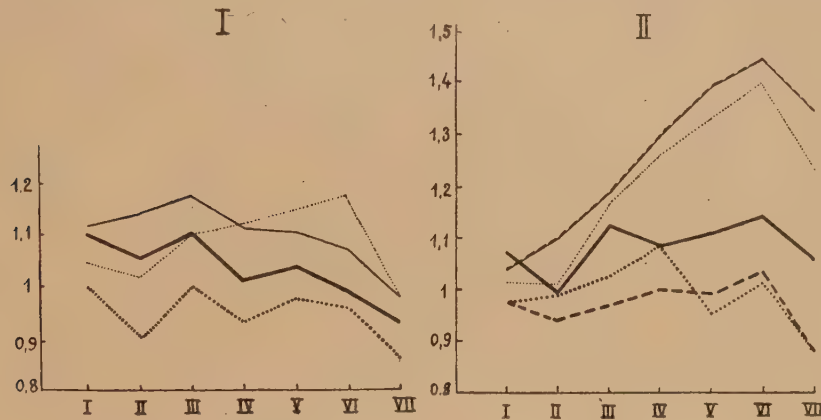


Fig. 51. — Gradients de croissance. — En abscisses, les largeurs du céphalothorax. — I. Longueur des somites abdominaux. — : mâles jeunes et adolescents. : mâles adultes. — : femelles jeunes et adolescentes. : femelles adultes. — II. Largeur des somites abdominaux. — : mâles jeunes. - - - : mâles adolescents. : mâles adultes. — : femelles jeunes. - - - : femelles adolescentes. : femelles adultes.

à cette mue correspondent un allongement et un élargissement brusque plus ou moins important de tous les articles chez la femelle, et une faible diminution relative de cinq articles chez le mâle. Il n'y a d'isométrie ou de faible allométrie négative que chez les mâles. Enfin, l'article le plus large est le somite I chez les mâles de petite taille, puis le somite III chez les Crabes dépassant 23 à 25 mm. Chez les jeunes femelles, le somite III est le plus large, puis c'est le somite IV chez les femelles adolescentes et le somite V chez les femelles adultes.

Les deux gradients de croissance (fig. 51), établis pour la longueur et pour la largeur des divers articles, complètent l'examen des résultats. Ils montrent que les croissances relatives sont plus importantes, d'une part dans le sens de la largeur que dans celui de la longueur, d'autre part pour les femelles que pour les mâles. Les croissances relatives en largeur diminuent nettement chez les femelles à partir de la mue de puberté.

Le centre de croissance est situé chez les femelles dans le somite VI; on ne peut l'indiquer chez les mâles.

PANNING (PETERS et PANNING, 1933) a mesuré 304 abdomens d'*Eriocheir sinensis*, mais il ne donne que le quotient de ses diverses mesures (longueur sur largeur). Les graphiques qu'il présente ne permettent pas de découvrir les mues critiques. A partir des Crabes examinés pour le présent travail, il a été établi les divers quotients de la longueur du telson par sa largeur; on aboutit à des résultats du même ordre que PANNING pour les femelles (diminution du quotient au cours de la croissance), sans retrouver les réductions indiquées par cet auteur pour les mâles.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES BRACHYOURES

Le dimorphisme sexuel très apparent de l'abdomen des Brachyours a été l'objet d'études biométriques fréquentes.

OKADA et MIYASHITA (1935) ont mesuré la largeur du somite V chez des *Eriocheir japonicus* non sacculinés. Nous avons établi, de la même manière que pour le propodite I, le graphique comparatif pour l'*Eriocheir japonicus* et pour l'*Eriocheir sinensis*. Le somite V est moins large chez l'*Eriocheir japonicus*. La constante d'équilibre diffère également : chez les mâles : 0,91 pour *E. j.* et 0,95 pour *E. s.*; chez les femelles : 1,62 pour *E. j.* et 1,33 pour *E. s.* L'ensemble des observations (propodite I, somite V) est trop peu important pour fournir un argument satisfaisant en faveur de la distinction des deux espèces.

Chez *Uca pugnax*, MORGAN (1923), repris par HUXLEY (1924), se base sur les mensurations de 402 exemplaires; ces auteurs signalent l'allométrie positive de l'abdomen femelle (largeur) et l'isométrie de l'abdomen mâle. Un autre Catométope, *Pinnotheres pisum*, a été étudié par HUXLEY (1931) et par WILLIAMS et NEEDHAM (1938); seuls ces derniers auteurs, qui ont mesuré 327 Crabes, découvrent chez les femelles trois lois successives d'allométrie sans aucune discontinuité, et chez les mâles une seule loi. De la mesure en largeur des sept somites abdominaux, WILLIAMS et NEEDHAM concluent à une allométrie plus forte chez les femelles que chez les mâles, à une diminution de la constante d'équilibre de la première loi à la troisième, et à la présence d'un centre de croissance dans l'article VI chez les femelles et entre les articles V et VI chez les mâles. Ces auteurs émettent enfin, très brièvement, l'hypothèse d'une liaison entre ces trois périodes qu'ils appellent : « an immature, a maturing and a mature phase of development ». Le cas de l'*Eriocheir sinensis* est très proche de celui de *Pinnotheres pisum*.

Chez les Cyclométopes, DRACH (1933), à la suite de mensurations des somites III et VI de *Portunus puber*, note les discontinuités des courbes qui correspondent à la mue de puberté et à la mue suivante. Chez *Carcinus maenas*, les mensurations des somites abdominaux ont été effectuées par HUXLEY et RICHARD (1931), DRACH (1934), DAY (1935) et VEILLET (1945). Selon les mensurations de DRACH, il y a deux discontinuités correspondant à la mue de puberté et à la mue suivante, mais la valeur de la constante d'équilibre demeure inchangée. HUXLEY et RICHARD signalent l'existence d'un point critique entre les très jeunes Crabes et les autres. Ces deux auteurs, ainsi que DAY, puis VEILLET, notent la brusque croissance relative de l'abdomen qui coïncide avec la mue de

puberté. DAY place le centre de croissance abdominal dans le somite III pour les Crabes immatures et dans le somite VI pour les Crabes matures.

Parmi les Oxyrhynques, TEISSIER (1933) a constaté, chez *Macropodia rostrata*, que la largeur de l'abdomen femelle obéissait à deux lois successives d'allométrie avec discontinuité majorante entre ces deux lois au moment de la mue de puberté; les valeurs successives de la constante d'équilibre sont 1,25 et 1,00. Chez *Maia squinado*, TEISSIER (1935) trouve, pour la largeur de l'abdomen femelle, trois lois successives avec discontinuité majorante à la mue de puberté (constantes successives d'équilibre : 1,34, 1,27, 1,00). Chez *Inachus dorsettensis*, SHAW (1928) constate, chez les mâles, l'isométrie des jeunes et l'allométrie négative des adultes; chez les femelles, l'allométrie positive des jeunes et l'isométrie des adultes. Le centre de croissance se situe dans le somite V chez les jeunes et dans le somite VI chez les adultes. Chez *Telmessus cheiragonus* (SASAKI, 1928), le centre de croissance se place entre les segments IV et V chez les mâles, dans le segment VI chez les femelles.

Parmi les Corystoïdes, WEYMOUTH et MACKAY (1936) notent l'existence de deux lois successives d'allométrie chez *Cancer magister*, le passage de l'une à l'autre étant probablement associé à la maturité sexuelle. Chez *Cancer pagurus*, MACKAY (1943) conclut, après plus de 4.000 mensurations, à la modification de la loi d'allométrie lors de la maturité sexuelle (avec accroissement brusque de la largeur de l'abdomen chez les femelles et avec diminution chez les mâles), à une croissance relative plus importante chez les mâles que chez les femelles, et à la présence d'un centre de croissance dans les somites V et VI chez les femelles.

Du rapprochement de ces travaux avec les observations effectuées chez l'*Eriocheir sinensis*, on est amené à constater que la maturité sexuelle entraîne généralement un accroissement relatif brusque de la largeur de l'abdomen chez les femelles, et une légère diminution relative chez les mâles, que les constantes d'équilibre sont plus élevées chez les femelles que chez les mâles, que la croissance relative se ralentit après la mue de puberté et que le centre de croissance se trouve dans le somite VI chez les femelles.

IV. — Mensurations complémentaires.

FORME DE LA CARAPACE

On a mesuré les diverses largeurs de la carapace, au niveau des quatre paires de dents qui bordent les côtés latéraux du céphalothorax (fig. 1), en prenant la largeur maxima comme référence. Les résultats sont portés sur le graphique de la figure 52. Il n'y a aucune modification au cours de la croissance lors des mues critiques, ni aucune différence due au sexe. Les valeurs de la constante d'équilibre diminuent de l'arrière vers l'avant (1,01, 1,01, 0,99, 0,85). Le centre de croissance se trouverait donc dans la région postérieure de la carapace. Ces résultats se rapprochent de ceux de TEISSIER (1934, 1941), chez *Carcinus maenas*, et de MACKAY (1942) chez *Cancer pagurus*. Cependant, dans ce dernier cas, les allométries sont légèrement plus faibles chez les Crabes matures que chez les immatures, et le centre de croissance est postérieur chez les animaux matures, mais légèrement en arrière du milieu de la carapace chez les animaux immatures.

PÉDONCULES OCULAIRES

Le pédoncule oculaire droit a été mesuré dans sa plus grande longueur. Sur la figure 53, les points figuratifs des mensurations ne s'alignent pas exactement; les courbes

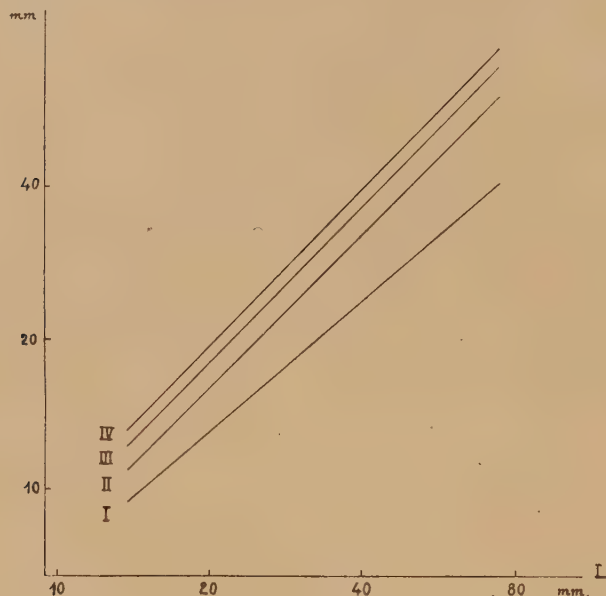


FIG. 52.

Croissance en largeur de diverses régions du céphalothorax. — En abscisses, les largeurs du céphalothorax. — I. Au niveau des dents orbitaires externes. — II. Au niveau des dents épibranchiales. — III. Au niveau des dents méso-branchiales antérieures. — IV. Au niveau des dents méso-branchiales postérieures.

sont pratiquement superposées pour les deux sexes. Les deux lois d'allométrie sont négatives (0,74, puis 0,61); le passage de l'une à l'autre coïncide avec la mue de pré-puberté.

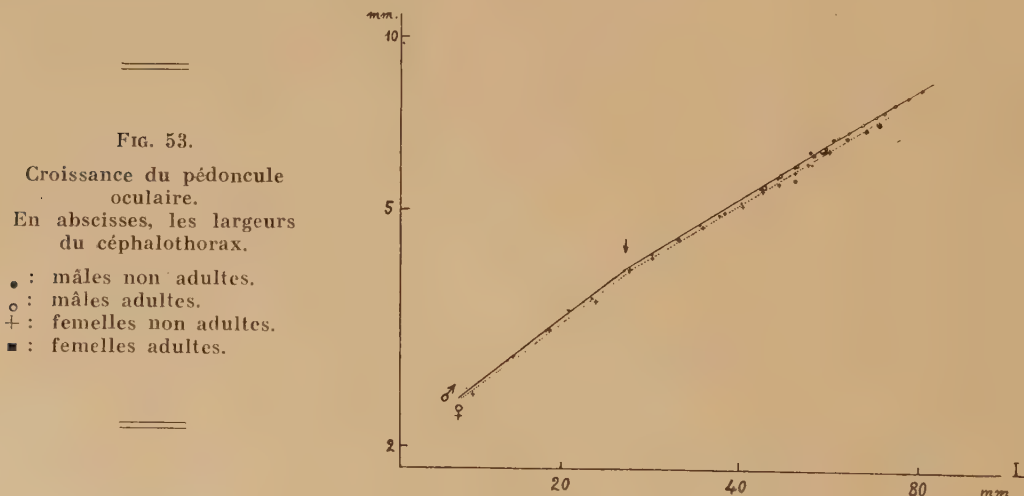


FIG. 53.

Croissance du pédoncule oculaire.
En abscisses, les largeurs du céphalothorax.

- : mâles non adultes.
- : mâles adultes.
- + : femelles non adultes.
- : femelles adultes.

En dehors des recherches de TEISSIER (1931) sur les ommatidies, il ne nous faut citer que celles de SANDON (1937) sur le long pédoncule oculaire d'*Ocypoda aegyptiaca*, dont l'allométrie est nettement positive, puisque la constante d'équilibre a pour valeur 1,21.

APPAREIL D'ACCROCHAGE

L'appareil d'accrochage cessant rapidement d'être fonctionnel (cf. chapitre III, p. 55-56), il était intéressant de suivre la croissance relative de la distance entre les boutons thoraciques, afin de la comparer à celle du somite VI qui porte les logements correspondants. La figure 54 montre que cette croissance thoracique est à peine plus importante chez les femelles que chez les mâles et proche de l'isométrie dans les deux cas (0,98 chez les mâles; 1,05 chez les femelles). Seule la mue de puberté coïncide avec

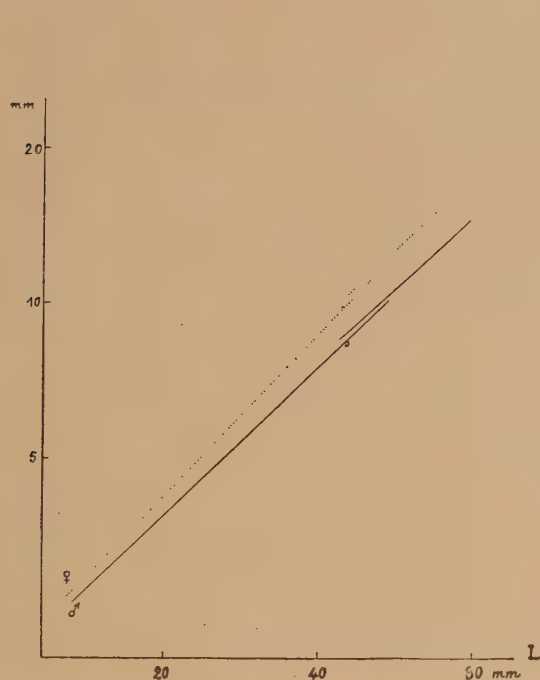


FIG. 54.

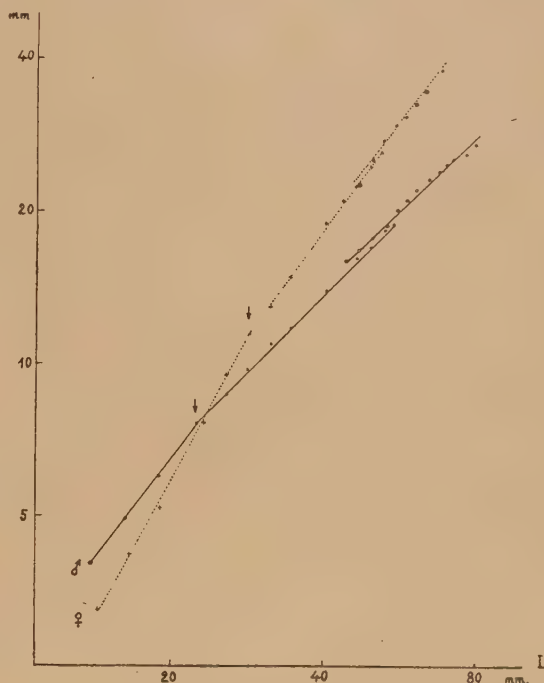


FIG. 55.

FIG. 54. — Croissance de la distance entre les deux boutons du plastron thoracique. — En abscisses, les largeurs du céphalothorax.

FIG. 55. — Croissance du premier pléopode droit. — En abscisses, les largeurs du céphalothorax. — • : mâles non adultes, ◦ : mâles adultes, + : femelles non adultes, ◦ : femelles adultes.

un changement : celui d'un léger accroissement brusque de croissance relative. Si l'on compare ces courbes à celles de la largeur du somite VI (fig. 50) et aux valeurs correspondantes des constantes d'équilibre, on constate qu'il ne peut pas y avoir d'accrochage chez les femelles.

PLÉOPODES

La longueur du 1^{er} pléopode droit a été mesurée dans les deux sexes. La figure 55 montre l'existence de trois lois successives d'allométrie avec faible discontinuité au moment de la puberté (discontinuité majorante chez les femelles ainsi que chez les

mâles). Le passage de la première à la seconde loi semble se produire à des tailles légèrement différentes dans les deux sexes (22 à 23 mm. chez les mâles et 27 à 28 mm. chez les femelles). Les allométries sont plus fortes chez les femelles; elles décroissent dans les deux sexes à chaque mue critique (chez les mâles : 1,28, 1,02, 0,95; chez les femelles : 1,87, 1,38, 1,32). C'est par conséquent durant l'étape jeune que se prépare le plus activement la différenciation, mais c'est durant l'étape adulte qu'elle est la plus apparente.

RÉSUMÉ

Le résultat des recherches biométriques se base sur un total de 20.300 mensurations. Les mesures correspondent à des organes ou appendices différents selon le sexe ou susceptibles de présenter une croissance différente; la largeur du céphalothorax est prise comme mesure de référence.

Il existe généralement trois lois successives d'allométrie avec un point critique entre les deux premières lois et une discontinuité entre les deux dernières. Le passage d'une loi à l'autre se produit par une mue spéciale dont la première est la « mue de pré-puberté » et la seconde la « mue de puberté »; les étapes intercalaires sont appelées « jeunes », « adolescentes » et « adultes ».

Les trois lois d'allométrie du propodite I sont positives, augmentent au cours de la croissance et sont plus accentuées chez les mâles que chez les femelles. En se basant sur un graphique construit à partir de points individuels, on conclut à l'existence d'une mue normale entre les deux mues critiques, puis d'une autre après la mue de puberté.

La croissance relative des divers articles des péréiopodes I, II et V prouve que les allométries positives tendent, depuis le péréiopode I jusqu'au péréiopode V, vers l'isométrie ou vers une faible allométrie négative, que les constantes d'équilibre sont généralement plus fortes, d'une part chez les adultes que chez les adolescents et les jeunes, et d'autre part chez les mâles que chez les femelles. Le centre de croissance est distal dans le péréiopode I.

La croissance relative des sept somites abdominaux montre que la valeur de la constante d'équilibre diminue généralement avec la mue de puberté, qu'il n'y a pas de rapport entre les valeurs de cette constante pour la largeur et pour la longueur des articles, et qu'il existe chez les femelles (mesure en largeur des somites) un centre de croissance dans le sixième article.

Des quatre groupes de mensurations complémentaires effectuées (forme de la carapace, pédoncules oculaires, appareil d'accrochage, pléopodes), il y a lieu de retenir que la forme du céphalothorax est identique dans les deux sexes au cours de la croissance, et que le pédoncule oculaire comporte deux lois successives d'allométrie négative semblables dans les deux sexes, avec diminution de la valeur de la constante d'équilibre après la mue de pré-puberté.

APERÇU SUR LE DÉTERMINISME DU DIMORPHISME SEXUEL
DE L'ERIOCHEIR SINENSIS
D'APRÈS LES DONNÉES PRÉCÉDENTES

En comparant les données exposées dans les trois chapitres précédents, est-il possible d'en tirer quelques conclusions sur le déterminisme des caractères sexuels externes chez *Eriocheir sinensis* ?

Extérieurement, le dimorphisme sexuel très marqué chez l'adulte porte sur plusieurs caractères qui, au cours de la croissance, apparaissent et s'accroissent progressivement et séparément. Chez le premier stade de fond (2,5 mm.), seule la dépression correspondant aux futurs orifices génitaux permet de différencier les sexes. Quelques caractères sexuels externes apparaissent chez les Crabes de 7 à 9 mm., et la plupart sont déjà apparents chez ceux de 12 à 13 mm. Une mue de puberté ne renforce nettement qu'un caractère dans chaque sexe (manchon de longues soies des pinces chez les mâles, abdomen large et bordé de longues soies chez les femelles).

Les études anatomique et histologique des organes génitaux montrent que leur entrée en activité est postérieure à l'apparition des caractères sexuels externes. Les spermatogonies secondaires n'apparaissent que chez des mâles de 13 mm. et le spermiducte commence à sécréter à cette taille. Chez les femelles de 13 mm., les premiers oocytes entrent dans la période d'accroissement. C'est chez la femelle de 16 mm. et chez le mâle de 19 mm. que se manifestent les principales caractéristiques des glandes génitales en pleine activité. Les testicules et les ovaires perdent leur transparence chez les Crabes de 28 à 32 mm., pour devenir blanchâtres. La maturité sexuelle correspondra, chez les mâles, à un changement quantitatif de volume et d'activité des organes génitaux et, chez les femelles, à un accroissement important du volume ovulaire pour aboutir à la mitose de maturation en eau saumâtre. A l'approche de la mue de puberté elle-même, les organes génitaux ne sont pas toujours en pleine activité. Il en résulte que, chez *Eriocheir sinensis*, il n'y a pas de correspondance constante entre la mue de puberté et telle ou telle phase de l'activité génitale (spermiogénèse, vitellogénèse).

Enfin, les *études biométriques* mettent en évidence l'existence au cours du développement de deux points critiques avec changements de la loi d'allométrie. Au premier de ces points (Crabes de 27 à 30 mm.) ne correspond aucune modification spéciale des caractères sexuels externes. A ce moment cependant se produit, chez les mâles, un accroissement du nombre des spermatozoïdes avec formation de spermatophores et, chez la femelle, une modification des réserves vitellines qui changent de teinte. Le second point critique marque la mue de puberté.

De la convergence des méthodes anatomique, histologique et biométrique, il résulte donc que l'état des organes génitaux ne commande pas directement la différenciation des caractères sexuels externes et les mues qui les manifestent. Une influence indirecte reste possible. C'est un autre mécanisme (hormonal peut-être) qu'il faut chercher à l'origine du dimorphisme sexuel.

RÉSUMÉ

La pénétration d'un Crustacé Brachyoure (*Eriocheir sinensis* H. MILNE-EDWARDS) en France, suivie de son installation, a été l'occasion de ce travail.

Ce Brachyoure se caractérise d'abord par sa carapace quadratique et ses pinces couvertes de soies, puis par ses quatre dents frontales, ses quatre paires de dents marginales et ses trois rangées de bosselures post-frontales qui le différencient nettement de l'*Eriocheir japonicus*.

Originaire de Chine, capturé pour la première fois en Europe dans un affluent du Weser en 1912, ce Crabe pénètre dans le réseau hydrographique français en 1937. En 1942, il atteint l'estuaire de la Somme et, en 1943, l'estuaire de la Seine. En 1947, sa limite d'installation massive dans les Flandres françaises et dans le Boulonnais correspond approximativement à celle de sa pénétration. Il semble avoir atteint son maximum de densité en Flandre, particulièrement dans l'Yser, où un barrage aménagé à Herzelee a permis de suivre cette installation de 1939 à 1946. Dans la Somme, il augmente régulièrement de densité dans l'estuaire, mais se capture rarement dans le cours du fleuve. Dans l'estuaire de la Seine, il demeure à l'état sporadique; mais une capture de 1947, à Reims, prouve sa pénétration dans le bassin de ce fleuve, à une distance minima de 290 km. de la mer. L'extension s'opère à la fois par mer et par eau douce en Flandre, par mer principalement dans les autres territoires envahis; elle se poursuit vers le Sud à un rythme lent. Les barrages aux écluses, l'absence de courant et la pollution des eaux limitent la pénétration à l'intérieur du pays.

Les habitats de l'*Eriocheir sinensis* sont très variés : eau douce ou salée, eaux courantes ou stagnantes, eaux limpides ou troubles, eaux profondes ou superficielles. Le Crabe se loge sous les pierres ou dans les galeries qu'il creuse. Sa nourriture est végétale pour les deux tiers et animale (Invertébrés) pour le dernier tiers. C'est vraisemblablement après trois années et demie qu'il atteint la maturité sexuelle.

La vie de ce Crabe comporte trois migrations importantes. Après l'éclosion en eau salée ou saumâtre, ainsi qu'après les transformations larvaires et un séjour des premiers stades de fond durant quatre à cinq mois en eau saumâtre, les jeunes Crabes pénètrent en eau douce et remontent le cours des fleuves côtiers pour s'y disperser ou pour s'installer dans les canaux, étangs et fossés. A l'approche de la maturité sexuelle, la migration de descente vers la mer commence: elle débute en août ou en septembre, selon l'importance du courant qui est sous la dépendance des pluies. Cette deuxième migration, comme on l'observa au barrage d'Herzelee, commence de un à trois jours après les fortes pluies, dès que les eaux montent et que le courant s'accroît. Quelques expériences entreprises sur le rhéotropisme des Crabes chinois dans des conditions aussi proches que possible de celles du milieu naturel, portent à croire qu'il n'y a réaction qu'en présence d'un courant relativement important. L'accouplement s'opère en eau saumâtre, durant la première quinzaine de novembre; la ponte a lieu peu après en eau plus salée et l'incubation s'effectue en mer, à quelques milles au large des côtes, durant cinq à six mois. La troisième migration suit immédiatement la période d'éclosion en avril et en mai: c'est la remontée des adultes vers

l'eau douce, avec la possibilité pour un nombre important de Crabes de participer à la période suivante de reproduction, comme le prouve l'examen histologique des testicules et des ovaires.

Le dimorphisme sexuel est très marqué chez l'adulte. Chez le premier stade de fond (2,5 mm.), la dépression correspondant aux futurs orifices sexuels est la seule marque distinctive externe des sexes; c'est progressivement au cours de la croissance que tous les autres caractères sexuels apparaissent; la plupart d'entre eux sont visibles chez des Crabes de 12 à 13 mm. et la mue de puberté ne renforcera nettement qu'un seul caractère dans chaque sexe.

Les organes génitaux sont filiformes chez les Crabes de 6 mm.; les replis du tube testiculaire apparaissent chez les mâles de 7 à 9 mm. et les diverticules du tube ovarien chez les femelles de 18 à 20 mm. Testicules et ovaires totalement transparents chez les jeunes deviennent blanchâtres chez les Crabes de 28 à 32 mm. C'est en été ou en automne que les organes génitaux passent à l'état mature chez des Crabes d'une taille normalement supérieure à 40 mm.

Les cellules reproductrices des testicules et des ovaires entrent en activité (spermatogonies II, jeunes oocytes) chez les Crabes de 13 mm.; elles présentent déjà les principales caractéristiques des adultes chez ceux de 16 à 19 mm. (spermatozoïdes, oocytes en cours de croissance); cette activité s'accroîtra une première fois chez des *Eriocheir* de 28 à 32 mm., puis une seconde fois au moment de la maturité sexuelle, ce qui correspond le plus souvent mais non pas obligatoirement à la mue de puberté. L'étude de l'éclatement des spermatozoïdes prouve que ce phénomène ne s'opère pas en eau de mer, mais dans des eaux de salinité très faible: après un gonflement des spermies dans une eau de salinité de 7,5 pour 1.000, on voit une éjection partielle dans une eau de salinité de 4 à 6 pour 1.000, et l'éjection totale dans une eau de salinité inférieure à 2 pour 1.000. Des résultats semblables s'obtiennent dans des solutions très diluées de chlorure de sodium.

Par l'étude biométrique d'organes ou d'articles correspondant à des caractères sexuels externes (propodite I, articles de divers péréiopodes, somites abdominaux), on découvre l'existence de trois lois d'allométrie; un point critique (Crabes de 27 à 30 mm.), correspondant à une mue de pré-puberté, sépare la seconde de la première et une discontinuité correspondant à la mue de puberté sépare la troisième de la seconde. On est en présence, le plus souvent, d'allométrie positive ou d'isométrie, rarement d'allométrie négative. Dans certains cas, la croissance relative augmente d'une étape à l'autre (propodite I); dans d'autres cas, elle décroît (largeur des somites abdominaux). La construction de gradients de croissance ne met en relief l'existence d'un centre de croissance que pour le péréiopode I (centre distal) et pour les articles abdominaux (centre dans le somite VI). De quelques mensurations complémentaires, il ne mérite d'être retenue que l'allométrie négative du pédoncule oculaire dans les deux sexes.

La convergence des méthodes anatomique, histologique et biométrique permet d'affirmer que l'état des organes génitaux ne commande pas directement la différenciation des caractères sexuels externes.

BIBLIOGRAPHIE

1946. ANDRÉ (M.). — La propagation du Crabe chinois (*Eriocheir sinensis* H. M.-EDW.) dans le nord de la France. *Bull. Mus. Hist. Nat.* 2, XVII, pp. 389-393.
1926. ATKINS (D.). — The moulting stages of the Pea-Crab (*Pinnotheres pisum*). *J. Mar. Biol. Assoc.*, XIV, pp. 475-493.
1927. BALSS (H.). — Decapoda. *Handbuch d. Zool.* (KUKENTHAL), III, I.
1931. BHATIA (D. R.) et NATH (V.). — Studies in the origin of yolk. VI. The Crustacean oogenesis. *Quart. Journ. microscop. Sci.*, LXXIV, pp. 669-699.
1913. BINDFORD (R.). — The germ cells and the process of fertilization in the Crab, *Menippe mercenaria*. *Journ. Morph.*, XXIV, pp. 147-204.
1935. BLOCH (F.). — Contribution à l'étude des gamètes et de la fécondation chez les Crustacés Décapodes. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, XII, pp. 185-277.
1944. BOTT (R.). — Die Süßwasser-Krabbe (*Potamon fluviatile*). *Natur u. Volk.*, LXXIV, pp. 136-142.
1940. BOUVIER (E. L.). — Décapodes marcheurs. *Faune de France*, XXXVII, 404 p.
1942. BRINK (A.). — Tweede rapport der Commissie tot besrijding van de Wolhandkrab. Arnhem, 22 p.
1875. BROCCHI (M.). — Recherches sur les organes génitaux mâles des Crustacés Décapodes. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 6, II, 131 p.
1938. BUHK (F.). — Zur Fortpflanzungsbiologie der Wollhandkrabbe. *Woch. Aquar. Terrar.*, XXXV, pp. 776-780.
1891. CANO (G.). — Morfologia dell'apparecchio sessuale femminile, glandole del cemento e fecondazione nei crostacei decapodi. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, IX, pp. 503-532.
1941. CARAYON (J.). — Morphologie et structure de l'appareil génital femelle chez quelques Pagures. *Bull. Soc. Zool.*, LXVI, pp. 95-122.
1935. DAY (J. H.). — Heterogonic Growth in the Abdomen of *Carcinus moenas*. *Rep. Dave Mar. Lab.*, III, 3, pp. 49-59.
1935. DELPINO (I.). — La mejosi in *Telphusa fluviatilis* LATR. Morfologia dell'organo riproduttore; aspetto e suo comportamento. *Arch. Zool. ital.*, XXI, pp. 19-36.
1933. DRACH (P.). — Sur la croissance de l'abdomen chez les Brachyours. Cas de *Portunus puber*. *C. R. Ac. Sc.*, CXCIV, pp. 93-95.
1934. — Sur la croissance de l'abdomen chez les Brachyours : discontinuités chez « *Carcinus mænas* » PENNANT. *C. R. Soc. Biol.*, CXVI, pp. 138-141.
1936. — Croissance allométrique et dimorphisme sexuel chez les Brachyours. *C. R. Ac. Sc.*, CCIII, pp. 820-823.
1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. Océan.*, XIX, pp. 103-391.
1914. FASTEN (N.). — Spermatogenesis of the American Crayfish, *Cambarus virilis* and *Cambarus immunis* (?) with special reference to Synapsis and the chromatoid Bodies. *Journ. Morph.*, XXV, pp. 587-629.
1915. — The male reproductive organs of some common Crabs of Puget Sound. *Puget-Sound Marine Stat. Publ.*, I, n° 7, pp. 35-41.
1917. — Male reproductive organs of Decapoda with Special Reference to Puget Sound Forms. *Puget-Sound Marine Stat. Publ.*, I, n° 26, pp. 285-307.
1918. — Spermatogenesis of the Pacific Coast edible Crab, *Cancer magister* Dana. *Biol. Bull.*, XXXIV, pp. 277-307.
1921. — The explosion of the Spermatozoa of the Crab, *Lophopanopeus bellus* (Stimpson) Rathbun. *Biol. Bull.*, XLI, pp. 288-301.

1924. — Comparative stages in the spermatogenesis of various Cancer Crabs. *Journ. Morph.*, XXXIX, pp. 47-61.
1926. — Spermatogenesis of the Black-Clawed Crab, *Lophopanopeus bellus* (Stimpson) Rathbun. *Biol. Bull.*, L, pp. 277-293.
1936. GALLIEN (L.). — Apparition de *Eriocheir sinensis* H. M. Edw. sur les côtes françaises du Boulonnais. *Bull. Soc. Zool.*, LXI, pp. 204-206.
- 1885-1886. GILSON (G.). — Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. *La Cellule*, I, pp. 1 à 188; II, pp. 83 à 239.
1878. GROBBEN (C.). — Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden. *Arb. Zool. Inst. Wien*, I, pp. 57-150.
1835. DE HAAN (W.). — Crustacea H. II, in DE SIEBOLD : *Fauna japonica*.
1941. HAMON (M.). — Histologie du canal déférent d'*Eupagurus prideauxi* LEACH. *C. R. Soc. Biol.*, CXXXV, pp. 1611-1614.
1941. — Les processus sécrétoires du canal déférent d'*Eupagurus prideauxi* LEACH. *C. R. Soc. Biol.*, CXXXV, pp. 1615-1617.
1931. HARVEY (L. A.). — The Oogenesis of *Carcinus maenas* PENN., with special reference to yolk formation. *Trans. Roy. Soc. Edin.*, LVI, pp. 157-174.
1895. HERRICK (F. H.). — The american lobster. A study of its habits and development. *Bull. Bur. Fish. Washington*, XV, pp. 1-252.
1909. — Natural history of the american Lobster. *Bull. Bur. Fish. Washington*, XXIX, pp. 149-408.
1937. HINRICHS et GRELL (K. G.). — Entwicklungstadien von *Eriocheir sinensis* H. MILNE-EDWARDS im Helgoländer Plankton. *Zool. Anz.*, CXIX, pp. 217-221.
1937. HOESTLANDT (H.). — Pénétration de l'*Eriocheir sinensis* dans le réseau hydrographique de la Flandre française. *Bull. Soc. Zool.*, LXII, pp. 398-400.
1940. — L'*Eriocheir sinensis* dans le nord de la France (1937-1939). *Bull. Fr. Piscic.*, CXXI, pp. 101-125.
1942. — Nouvelles recherches sur l'installation du Crabe chinois en France depuis 1940. *Bull. Fr. Piscic.*, CXXVI, pp. 13-25.
1943. — Le Crabe chinois dans l'estuaire de la Seine. *Bull. Fr. Piscic.*, CXXX, pp. 38-39.
1945. — Le Crabe chinois en Europe et principalement en France. *Ann. Epiph.*, XI, pp. 223-233.
1924. HUXLEY (J. S.). — The variations in the width of the abdomen in immature Fiddler-Crab considered in relation to its relative growth rate. *Amer. Nat.*, LVIII, pp. 468-475.
1924. — Constant differential growth-ratios and their significance. *Nature*, CXIV, pp. 895-896.
1927. — Further work on Heterogonic Growth. *Biol. Centralb.*, XLVII, pp. 151-163.
1931. — Notes on differential growth. *Amer. Natur.*, LXV, pp. 289-315.
1933. — et CALLOW (J. S.). — A note on the Asymetry of male Fiddler-Crabs. *Archiv Entw. Mech.*, CXXIX, pp. 379-392.
1931. — et RICHARDS (O. W.). — Relative growth of the abdomen and the carapace of the Shore-Crab *Carcinus maenas*. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, XVII, pp. 1001-1015.
1936. — et TEISSIER (G.). — Terminologie et notation de la description de la croissance relative. *C. R. Soc. Biol.*, CXXI, pp. 934-937.
1936. HUXLEY-TEISSIER — Terminology of Relative Growth. *Nature*, CXXXVI, p. 780-781.
1937. KAMPS (L. F.). — De chinesche Wolhandkrab in Nederland. *Thèse, Groningue*, 112 p.
1937. KOLLER (G. et R.). — Untersuchungen an *Eriocheir sinensis* in China. I. *Zool. Anz.*, CXVII, pp. 193-200.
1939. — Untersuchungen an *Eriocheir sinensis* in China. II. Lange-Panzerwölbung-Gewicht. *Zool. Anz.*, CXXVI, pp. 77-83.
1941. — Untersuchungen an *Eriocheir sinensis* in China. III. Die Masse des Rückenpanzers. *Zool. Anz.*, CXXXIII, p. 60-66.
1904. KOLTZOFF (N. K.). — Untersuchungen über Spermien und Spermio-genese bei Decapoden. *Anat. Anz.*, XXIV, pp. 83-95.
1906. — Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Deka-

- poden, als Einleitung in das Problem der Zellengestalt. *Arch. Mikr. Anat.*, LXVII, pp. 364-572.
1938. KRAINSKA (M.). — Etudes sur l'oogénèse chez *Eupagurus prideauxi* LEACH (Crustacea-Decapoda). *Pubb. Staz. Zool. Napoli*, XVI, pp. 92-129.
1904. LABBÉ (A.). — La maturation des spermatoïdes et la constitution des spermatozoïdes chez les Crustacés Décapodes. *Arch. Zool. expér. et gén.*, 4, II. Notes et Revue, n° 1, pp. 1-14.
1935. LEIPER (R. T.). — Remarks on a specimen of *Eriocheir sinensis* taken in the Tames. *Proc. Zool. Soc.*, 1935-1936, p. 948.
1938. LELOUP (E.). — La propagation du Crabe chinois en Belgique pendant l'année 1937. *Bull. Mus. roy. Hist. Nat. Belgique*, XIV, n° 14, 25 p.
1943. — La propagation du Crabe chinois en Belgique pendant les années 1939-1942. *Bull. Mus. roy. Hist. Nat. Belgique*, XIX, n° 23, 4 p.
1935. LESTAGE (J. A.). — La présence en Belgique du Crabe chinois (*Eriocheir sinensis* H. MILNE-EDWARDS). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, LXVI, pp. 113-118.
1937. — Nouvelles recherches sur l'extension du Crabe chinois (*Eriocheir sinensis*) en Belgique. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, LXVIII, pp. 195-202.
1945. — La lutte des Nations contre le Crabe chinois. *Pêche Pisc.*, déc. 1945, pp. 14-27.
1942. MAC KAY (D.). — Relative Growth of the European Edible Crab. *Cancer pagurus*. I. Growth of the Carapace. *Growth*, VI, pp. 251-258.
1943. — Relative Growth of the European Edible Crab. *Cancer pagurus*. II. Growth, of the Abdomen. *Growth*, VII, pp. 217-226.
1940. DE MARTONNE (E.). — Traité de Géographie physique, I, 496 p.
1929. MERCIER et POISSON (R.). — Altération de certains caractères sexuels secondaires du mâle de *Pinnotheres pisum* L. parasité par un Entoniscien (*Pinnotherion vermiforme* GIARD et J. BONNIER). *Bull. Soc. Zool.*, LIV, pp. 301-304.
1834. MILNE-EDWARDS (H.). — Histoire naturelle des Crustacés, I, 468 p.; II, 531 p.
1854. — Notes sur quelques Crustacés nouveaux ou peu connus conservés dans les Collections du Muséum d'Histoire naturelle. *Arch. Mus. Hist. Nat.*, VII, 2, pp. 145-192.
1923. MORGAN (T. H.). — The development in the Fiddler Crab. Further evidence on variation in the width of the abdomen in immature Fiddler Crab. *Amer. Nat.*, LVII, pp. 269-283.
1930. MOUCHET (S.). — Formation des spermatophores non pédonculés des Crustacés décapodes. *C. R. Ac. Sc.*, CXCI, pp. 1090-1093.
1931. — Spermatophores des Crustacés Décapodes, Anomoures et Brachyoures, et castration parasitaire chez quelques Pagures. *Thèse Paris*, 203 p.
1933. NATH (V.). — The spermatid and the sperm of the Crab, *Paratelphusa spinigera*. *Quart. Journ. microscop. Sc.*, LXXV, pp. 543-556.
1934. NIYAMA (H.). — The chromosomes of the edible Crab, *Paralithodes camtschatica* (TILESIUS). *Journ. Fac. Sci. Hokkaido imp. Univers.*, VI, 3, pp. 59-65.
1937. — The problem of male heterogamety in the Decapod Crustacea, with special reference to the sex-chromosomes in *Plagusia dentipes* DE HAAN and *Eriocheir japonicus* DE HAAN. *Journ. Fac. Sci. Hokkaido imp. Univers.*, VI, 5, pp. 283-295.
1935. OKADA (Y. K.) et MIYASHITA (Y.). — Sacculinization in *Eriocheir japonicus* DE HANN, with Remarks on the Occurrence of Complete Sex-reversal in Parasitized Male Crabs. *Mem. Coll. Sci. Kyoto imp. Univers.*, B, X, 3, pp. 169-208.
1938. OTTO (J. P.). — De woortplantingscyclus van de chineesche Wolhandkrab. *Vakblad voor Biol.*, n° 9, pp. 161-163.
1935. — et KAMPS (L. F.). — Die chinesische Wollhandkrabbe in den Niederlanden, besonders in den Provinzen Groningen und Friesland. *Zool. Anz.*, XC, pp. 109-116.
1938. PANNING (A.). — Ueber die Wanderungen der Wollhandkrabbe. *Mitt. Hamb. Zool. Mus.*, XLVII, pp. 32-49.
1938. — Die Verteilung der Wollhandkrabbe über das Flussgebiet der Elbe nach Jahrgängen. *Mitt. Hamb. Zool. Mus.*, XLVII, pp. 65-82.
1938. — Systematisches über *Eriocheir sinensis* MILNE-EDWARDS. *Mitt. Hamb. Zool. Mus.*, XLVII, pp. 105-111.

1938. — The Chinese mitten Crab. *Ann. Rep. Smiths. Inst.*, 1938, pp. 362-375.
1939. — Die Larven von *Eriocheir sinensis* H. M.-EDW. *Zool. Anz.*, CXXV, pp. 273-283.
1946. PANOUSE (J. B.). — Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés. L'adaptation chromatique et la croissance ovarienne chez la Crevette *Leander serratus*. *Ann. Inst. Océan.*, XXIII, pp. 65-147.
1908. PEARSON (J.). — Cancer (The Edible Crab). *Proc. Trans. Liverpool-Biol. Soc.*, XXII, pp. 291-499.
1928. PEREZ (CH.). — Evolution de l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax dans la série des Décapodes Brachyours. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXXVI, pp. 648-650.
1928. — Caractères sexuels chez un Crabe Oxyrhynque (*Macropodia rostrata* L.). *C. R. Ac. Sc.*, CLXXXVIII, pp. 91-93.
1928. — Différences sexuelles dans l'ornementation et dans le système pigmentaire chez un Crabe Oxyrhynque (*Macropodia rostrata* L.). *C. R. Ac. Sc.*, CLXXXVIII, pp. 271-273.
1933. — Sur quelques différences sexuelles chez le Crabe *Pachygrapsus marmoratus*. *C. R. Ac. Sc.*, CXCVII, pp. 269-271.
1933. — Processus de résorption phagocytaire des oocytes dans l'ovaire chez les *Macropodia* sacculinés. *C. R. Soc. Biol.*, CXII, pp. 1049-1051.
1934. — Atrophie de l'ovaire chez le Crabe *Macropodia rostrata* sous l'influence de la sacculine. Volume J. CANTACUZÈNE, pp. 601-609.
1936. PETERS (N.). — Die Verbreitung der Wollhandkrabbe in Europa. *Der Fischmark*, 1936, 4-5, 3 p.
1937. — Ausbreitung und Verbreitung der chinesischen Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* M.-EDW.) in Europa in der Jahren 1933 bis 1935. *Mitt. Hamb. Zool. Mus.*, XLVII, 31 p.
1938. — Zur Fortpflanzungsbiologie der Wollhandkrabbe. *Mitt. Hamb. Zool. Mus.*, XLVII, pp. 112-128.
1938. — Neue Untersuchungen über die Erdbauten der Wollhandkrabbe. *Mitt. Hamb. Zool. Mus.*, XLVII, pp. 129-139.
1933. PETERS (N.) et PANNING (A.). — Die chinesische Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* H. MILNE-EDWARDS) in Deutschland. *Zool. Anz.*, 104 (Ergänzungsband), 180 p.
1890. PFEFFER (G.). — Ueber einen Dimorphismus bei den Weibchen der Portuniden. *Jahrb. Hamb. Wissenc. Anst.*, VII, pp. 125-129.
1913. RATHBUN (M.). — Description of new Species of Crabs of the families Grapsidae and Ocypodidae. *Proc. U. S. Nat. Mus. Washington*, XLVI, pp. 353-358.
1909. RETZIUS (G.). — Die Spermien der Crustaceen. *Biol. Unters.*, II, 14, pp. 1-54.
1893. SABATIER (A.). — De la spermatogénèse chez les Crustacés Décapodes. *Trav. Inst. Zool. Montpellier*, II, 3, 393 p.
1937. SAKAI (T.). — On three systematically interesting Crabs from Japan, one of which is new to science. *Annot. Zool. Jap.*, XVI, pp. 301-307.
1937. SANDON (H.). — Differential growth in the Crab *Ocypoda*. *Proc. Zool. Soc. London*, CVII, pp. 397-414.
1928. SASAKI (K.). — On the growth of *Telmessus cheiragonus*. *Sci. Rep. Tohoku imp. Univ.*, IV, 3, pp. 805-819.
1942. SCHNAKENBECK (W.). — Die Wollhandkrabbe. *Hand. Binnenfisch. Mitteleuropas* (Ergänzungsband), V, 2, pp. 102-140.
1938. SCHUBERT (K.). — Häutung, Wachstum und Alter der Wollhandkrabbe. *Mitt. Hamb. Zool. Mus.*, XLVII, pp. 83-103.
1928. SHAW (E.). — A contribution to the study of relative growth of parts in *Inachus dorsetensis*. *Brit. Journ. experim. Biol.*, VI, pp. 145-160.
1935. SHEN (C. J.). — An investigation of the post-larval development of the Shore-Crab *Carcinus maenas* with special reference to the external secondary characters. *Proc. Zool. Soc. London*, 1935, pp. 1-33.
1906. SMITH (G.). — High and low dimorphism. With an account of certain Tanaidae of the Bay of Naples. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, XVII, pp. 312-340.
1910. — Studies in the experimental analysis of sex. *Quart. Journ. microscopic. Sci.*, LIV, pp. 577-604.

1857. STIMPSON (W.). — Prodromus descriptionis animalium evertibratorum, quae Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus. *Proc. Ac. Nat. Sci. Philad.*, p. 49.
1934. SUBRAMANIAM (M. K.). — Oogenesis of *Clibanarius olivaceus* (HENDERSON) with special reference to a seasonal variation in the cytoplasmic inclusion. *Journ. R. Micr. Soc.*, LIV, pp. 12-27.
1926. SUSAETA (J. M.). — Sur l'éclatement des spermatozoïdes des Crustacés. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, LX, pp. 113-125.
1933. TAZELAAR (M. A.). — A study of relative Growth in *Uca pugnax*. *Arch. Entw. Mech.*, CXXIX, pp. 393-401.
1931. TEISSIER (G.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, IX, pp. 27-238.
1933. — Etude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata* L. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, LXVII, pp. 401-444.
1934. — Dysharmonies et Discontinuités dans la Croissance. Hermann. 39 p.
1935. — Croissance des variants sexuels chez *Maia squinado*. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, XIII, pp. 93-130.
1937. — Comparaison biométrique de deux espèces du genre *Maia* (Crustacés Brachyours). *C. R. Ac. Sc.*, CCIV, pp. 67-70.
1941. — Les Crustacés. I. Malacostracés. Centre de Documentation Universitaire. 324 p.
1938. THIEL (H.). — Die allgemeinen Ernährungsgrundlagen der chinesischen Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* H. MILNE-EDWARDS) in Deutschland, insbesondere im weiteren Sinne. *Mitt. Hamb. Zool. Mus.*, XLVII, pp. 50-64.
1945. VEILLET (A.). — Recherches sur le parasitisme des Crabes et des Galathées par les Rhizocéphales et les Epicarides. *Ann. Inst. Océan.*, XXII, pp. 193-341.
1927. VERNE (J.). — Détection histochimique des Nucléines. *Bull. Histol. appl.*, IV, pp. 110-122.
1938. VIVIEN (J. H.). — Invasion du littoral français par un Crabe chinois, *Eriocheir sinensis*. H. MILNE-EDW. *La Nature*, n° 3029, pp. 44-46.
1936. WEYMOUTH (F. W.) et MACKAY (D.). — Analysis of the relative Growth of the Pacific edible Crab, *Cancer magister*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1936, pp. 257-280.
1938. WILLIAMS (G.) et NEEDHAM (A. E.). — On relative Growth in *Pinnotheres pisum*. *Proc. Zool. Soc. London*, CVIII, pp. 539-556.
1943. — Metric variations in populations of *Carcinus moenas*. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, XXV, pp. 261-281.
1939. WORLEY (E. K.). — A study of the sperm-forming components in three species of Decapoda *Pagurus pollicaris* SAY, *Homarus americanus* MILNE-EDWARDS and *Libinia emarginata*. *Ia cellule*, XLVIII, pp. 147-176.

